



**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РАН
ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО им. А.М. НИКОЛЬСКОГО**

**Современная герпетология:
проблемы и пути их решения**

**Первая международная молодежная конференция
герпетологов России и сопредельных стран**

**Санкт-Петербург, Россия
25–27 ноября 2013 г.**

СБОРНИК СТАТЕЙ

Санкт-Петербург
2013

УДК 597.6 + 598.1(082)

Современная герпетология: проблемы и пути их решения. Статьи по материалам докладов Первой международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран (Санкт-Петербург, Россия, 25–27 ноября 2013 г.) / Зоологический институт РАН. СПб., 2013. 169 с.

Сборник содержит статьи по материалам докладов и стендовых сообщений, представленных на Первой международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран (Санкт-Петербург, Россия, 25–27 ноября 2013 г.). Представлены 37 статей 55 авторов из 30 научных и учебных учреждений и организаций России, Армении, Белоруссии, Германии, Казахстана и Украины. Тематика статей отражает современное состояние российской герпетологии и соответствует ее актуальным проблемам и направлениям.

Издание предназначено для специалистов герпетологов, зоологов широкого профиля, студентов и аспирантов биологических специальностей и специализаций, преподавателей биологических факультетов высших учебных заведений.

Материалы публикуются с максимальным сохранением авторской редакции.

Редакторы: *Н.Б. Ананьева, Е.В Сыромятникова, И.В. Доронин*

Редакционная коллегия: *С.Н. Литвинчук, А.В. Барабанов, Д.А. Мельников, К.Д. Мильто, Д.В. Скоринов*

Издание осуществлено при поддержке гранта РФФИ № 13-04-06861 и гранта НШ-6560.2012.4

Рисунок на обложке – *Teratoscincus scincus* (Schlegel, 1858).

Автор – А.А. Острошабов

ISBN 978-5-98092-045-6

© Герпетологическое общество им. А.М. Никольского, 2013

© Зоологический институт Российской академии наук, 2013



**RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
ZOOLOGICAL INSTITUTE OF RAS
A.M. NIKOLSKY HERPETOLOGICAL SOCIETY**

**Modern herpetology:
problems and ways of their solutions**

**The first International Conference of the Young Herpetologists
of Russia and Neighboring Countries**

**25–27 November 2013
Saint-Petersburg**

COLLECTION OF ARTICLES

Saint-Petersburg
2013

UDC 597.6 + 598.1(082)

Modern herpetology: problems and ways of their solutions. Collection of papers of the First International Conference of the Young Herpetologists of Russia and neighboring countries (Saint-Petersburg, Russia, 25–27 November 2013) / Zoological institute of RAS. Saint-Petersburg, 2013. 169 p.

The book contains the papers based on the reports and posters presented at the First International Conference of the Young Herpetologists of Russia and neighboring countries (Saint-Petersburg, Russia, 25–27 November 2013). The 37 papers by 55 authors from the 30 scientific and educational institutions and organizations of Russia, Armenia, Belarus, Germany, Kazakhstan, and Ukraine are represented. Topics of articles reflect a current state of the Russian herpetology and corresponds its relevant problems and trends.

Addressed to a wide range of herpetologists, zoologists, students, PhD students of biological specialities and specializations, and teachers of biological faculties.

Materials are published with the maximal preservation of the authors' texts.

Editors: *N.B. Ananjeva, E.V. Syromyatnikova, I.V. Doronin*

Editorial Board: *S.N. Litvinchuk, A.V. Barabanov, D.A. Melnikov, K.D. Milto, D.V. Skorinov*

Supported by RFBR grant no. 13-04-06861 and NSh-6560.2012.4

Frontcover image – *Teratoscincus scincus* (Schlegel, 1858).

Author – A.A. Ostroshabov

ISBN 978-5-98092-045-6

© A.A. Nikolsky Herpetological Society, 2013

© Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, 2013

ПРЕДИСЛОВИЕ

В настоящее время возрастающий интерес к изучению амфибий и рептилий привел к заметному пополнению рядов молодых специалистов-герпетологов в странах бывшего СССР: около половины членов Герпетологического общества им. А.М. Никольского при Российской академии наук являются молодыми специалистами. Одной из трудностей развития отечественной герпетологии является территориальная разобщенность ученых, которая часто усиливается принадлежностью к различным герпетологическим школам, специализирующимся на узком круге определенных проблем, поэтому новое поколение часто имеет недостаточно четкие представления о современном уровне развития герпетологии. Становится очевидной необходимость активизации совместной научной работы молодых герпетологов, в том числе путем проведения конференций и семинаров. Основная цель, которая ставилась при организации Первой международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран «Современная герпетология: проблемы и пути их решения», – обмен опытом среди молодых ученых, их интеграция в единое научное сообщество и повышение профессионального уровня их работ. Среди задач конференции – освоение новых методик и подходов к решению общих и частных проблем герпетологии, обсуждение возможных совместных проектов. При этом проведение данного мероприятия на базе крупнейшего зоологического учреждения России и одного из крупнейших подобных учреждений мира (Зоологического института РАН), во многом способствовало успешности выполнения поставленных задач.

Коллектив отделения герпетологии Зоологического института РАН имеет значительный опыт в организации и проведении конференций и симпозиумов, среди которых пять международных съездов Герпетологического общества им. А.М. Никольского (2000, 2006, Пущино, Россия; 2003, Санкт-Петербург, Россия; 2009, Казань, Россия; 2012, Минск, Белоруссия); международный симпозиум «Происхождение, эволюция и систематика черепах» (2003, Санкт-Петербург, Россия); 12-й съезд Европейского герпетологического общества (2003, Санкт-Петербург, Россия); Российско-китайский семинар «Исследование и охрана амфибий и рептилий Евразии: результаты и перспективы сотрудничества» (2009, Санкт-Петербург, Россия); II Международный семинар по агамовым ящерицам «Agamis» (2010, Санкт-Петербург, Россия). По результатам проведения всех указанных мероприятий опубликованы материалы. Помимо этого, наш коллектив участвовал в организации конференций молодых специалистов-зоологов Зоологического института и в издании сборников по результатам их работы в Трудах института (серия молодежных сборников «Исследования по зоологии позвоночных», 1993–2000 гг.).

В конференции приняли участие 57 молодых ученых (студентов, аспирантов, кандидатов наук до 35 лет) из научных и образовательных учреждений России, Армении, Белоруссии, Германии, Казахстана и Украины. В данном сборнике представлены 37 статьи 55 авторов. Тематика материалов отражает основные направления отечественных герпетологических исследований: экология, распространение, систематика, морфология, охрана, содержание и разведение в лабораторных условиях амфибий и рептилий.

В целях обучения молодых специалистов были прочитаны лекции по различным аспектам герпетологии ведущими российскими специалистами: Л.Я. Боркин (ЗИН РАН) «Гибридизация и видообразование у амфибий и рептилий»; И.Г. Данилов (ЗИН РАН) «Эволюционная история черепах: новые открытия и перспективы исследований»; В.Г. Ищенко (ИЭРиЖ УрО РАН) «Популяционная экология амфибий. Современное состояние, проблемы, методики исследования и обработки данных»; Л.А. Куприянова (ЗИН РАН) «Современные хромосомные и молекулярные исследования евразийского

комплекса *Zootoca vivipara*: достижения и перспективы»; Н.Л. Орлов (ЗИН РАН) «Итоги и перспективы изучения биоразнообразия современных змей»; П.П. Скучас (СПбГУ) «Происхождение современных амфибий»; Г.О. Черепанов (СПбГУ) «Закономерности развития щитков панциря черепах и причины роговых аномалий»; В.А. Черлин (СПб ГУП «Зоопарк») «Сложности и возможные ошибки при полевых исследованиях по термобиологии рептилий». Часть из них опубликована в данном сборнике.

В программу конференции также вошло ознакомление с коллекцией амфибий и рептилий отдела герпетологии, посещение Зоологического музея ЗИН РАН и Ленинградского зоопарка г. Санкт-Петербурга.

Оргкомитет выражает признательность всем участникам конференции за интересные доклады и активное участие в ее работе.

Проведение конференции совпало со знаменательным событием – 100-летним юбилеем известного герпетолога, палеонтолога и эволюциониста Льва Исааковича Хозацкого (1913–1992), внесшего значительный вклад в развитие различных областей герпетологии и являющегося учителем многих членов современной Санкт-Петербургской герпетологической школы. Этой дате посвящается издание сборника материалов конференции.

Н.Б. Ананьева, И.В. Доронин, Е.В. Сыромятникова



ЛЕВ ИСААКОВИЧ ХОЗАЦКИЙ
(1913–1992)

**ЭВОЛЮЦИОННАЯ ИСТОРИЯ ЧЕРЕПАХ
(ОБЗОР СОВРЕМЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ)**

И.Г. Данилов

*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия
igordanilov72@gmail.com*

**EVOLUTIONARY HISTORY OF TURTLES
(A REVIEW OF MODERN RESEARCH)**

I.G. Danilov

Zoological Institute of the RAS, St. Petersburg, Russia

Черепашки (отряд Testudines¹) – уникальная группа рептилий с очень сильно преобразованной морфологией (черепаший морфотип), хорошо отражающей условия обитания и образ жизни, длинной и сложной эволюционной историей и сравнительно полной палеонтологической летописью. На протяжении всего времени своего существования (с позднего триаса, 210 миллионов лет) черепахи характеризуются довольно большим разнообразием и занимают заметное место в фаунистических комплексах. По некоторым оценкам (Lapparent de Broin, 2001), известно более чем 2100 видов, примерно 450 родов и 40 семейств черепах, из них в современной фауне насчитывается более 300 видов, около 95 родов и 14 семейств (см. Rhodin et al., 2008). Сочетание всех указанных характеристик делает черепах важным объектом для палеонтолого-стратиграфических исследований, а также для изучения закономерностей эволюции (Хозацкий, 1951). Черепахи – одна из первых групп позвоночных, к которой были широко применены методы кладистического анализа реконструкции филогенетических связей (Gaffney, 1975a; и др.). На современном этапе развития науки черепахи используются как модельный объект для изучения эволюции генов (см. Minx et al., 2013) и как модельный объект для отработки методов датирования дивергенций молекулярных филогенетических деревьев с использованием палеонтологических данных (см. Jouse et al., 2013); возникновение черепашьего морфотипа рассматривается как пример сложного эволюционного новообразования (см. Kuratani et al., 2011). Изучение вопросов о происхождении и родственных связях черепах имеет значение для понимания эволюции наземных позвоночных в целом (см. Carroll, 2012). Все вышесказанное объясняет повышенный интерес к изучению эволюции черепах. В данной работе дается краткий обзор современных исследований по эволюционной истории черепах, приводится оригинальный вариант их классификации (Приложение), схема филогенетических отношений (Рис. 1), и данные по палеобиогеографии (Рис. 2). В целях сокращения объема статьи цитируются только самые поздние источники.

Происхождение черепах и их положение в системе. Вопрос о родственных связях черепах и их положении в системе остается нерешенным. Небольшой обзор по этой теме опубликован нами ранее (Данилов и Черепанов, 2011). С тех пор появились новые публикации: (Lyson et al., 2011; Carroll, 2012; Hirasawa et al., 2013; Lyson et al., 2013; Wang et al., 2013). Напомним, что дискуссия идет о выборе между различными «анапсидными» и «диапсидными» гипотезами происхождения черепах. Возрождение идеи о связи черепах с *Eunotosaurus africanus* Seeley, 1892 – проблематичной рептилией из средней – поздней перми Южной Африки, помещаемой в состав парарептилий (анапсиды),

¹ Авторы и годы описания макротаксонов черепах приводятся в Приложении.

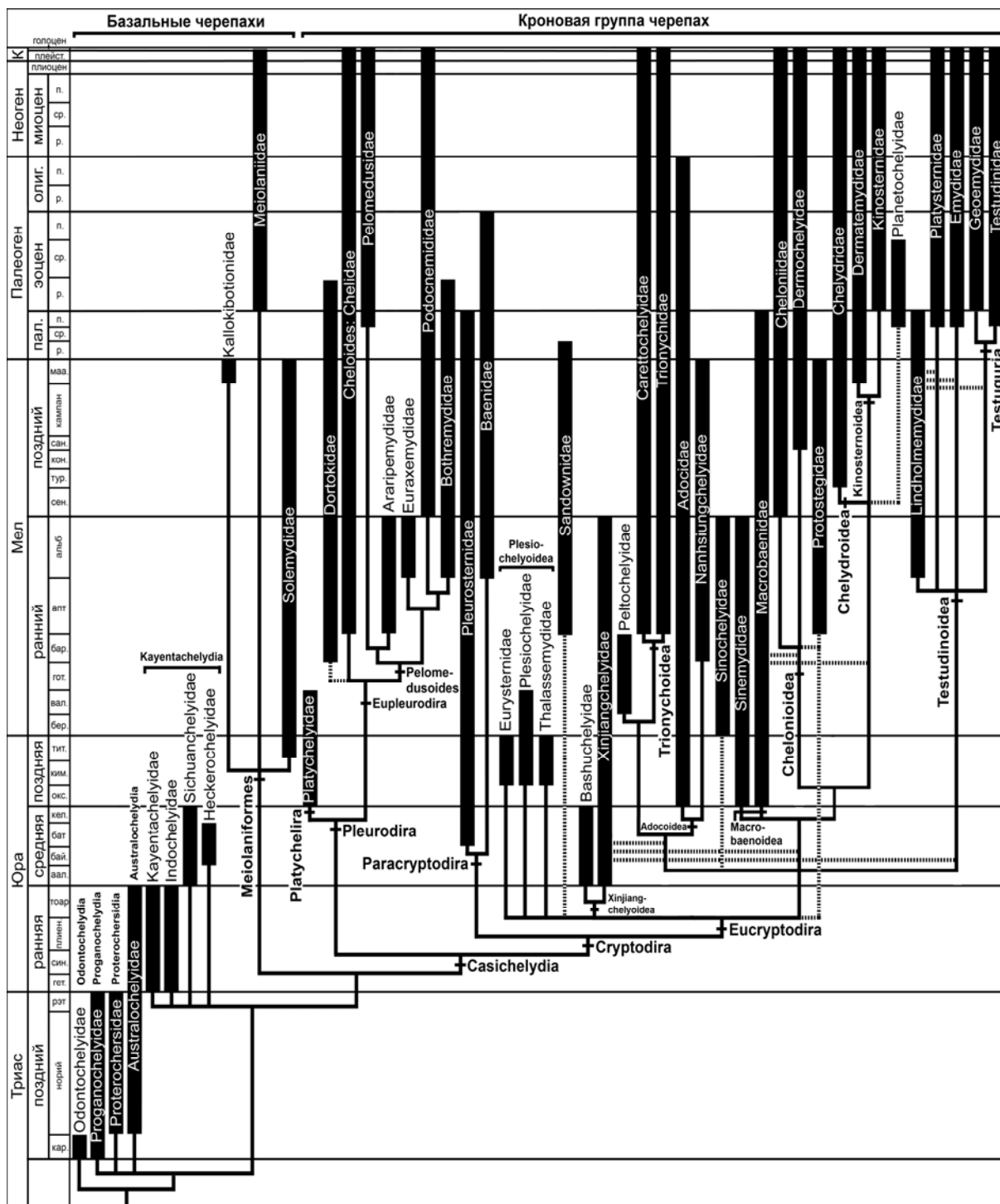


Рис. 1. Схема филогенетических отношений черепах (по данным из разных источников), наложенная на геохронологическую шкалу (в масштабе). Пунктирными линиями показано возможное положение таксонов *incertae sedis*, а также альтернативные варианты филогенетических связей. Сокращения: аал. – аален; бар. – баррем; бай. – байос; бер. – берриас; вал. – валанжин; гет. – гетангий; гот. – готерив; К – квартал; кар. – карний; кел. – келловей; ким. – киммеридж; кон. – коньяк; маа – маастрихт; окс. – оксфорд; олиг. – олигоцен; п. – поздний; пал. – палеоцен; плейст. – плейстоцен; плиен. – плиенсбахий; р. – ранний; сан. – сантон; сен. – сеноман; син. – синемурий; ср. – средний; тит. – титон; тур. – турон

основано на ее сходстве с примитивной черепахой *Odontochelys semitestacea* Li et al., 2008 (*Odontochelyidae*) из позднего триаса (карний) Китая, которая характеризуется полностью озубленными челюстями и отсутствием полноценного карапакса (имеются только расширенные ребра и, возможно, невральные пластинки) при наличии хорошо развитого пластрона (см. Li et al., 2008; Lyson et al., 2010; 2013).

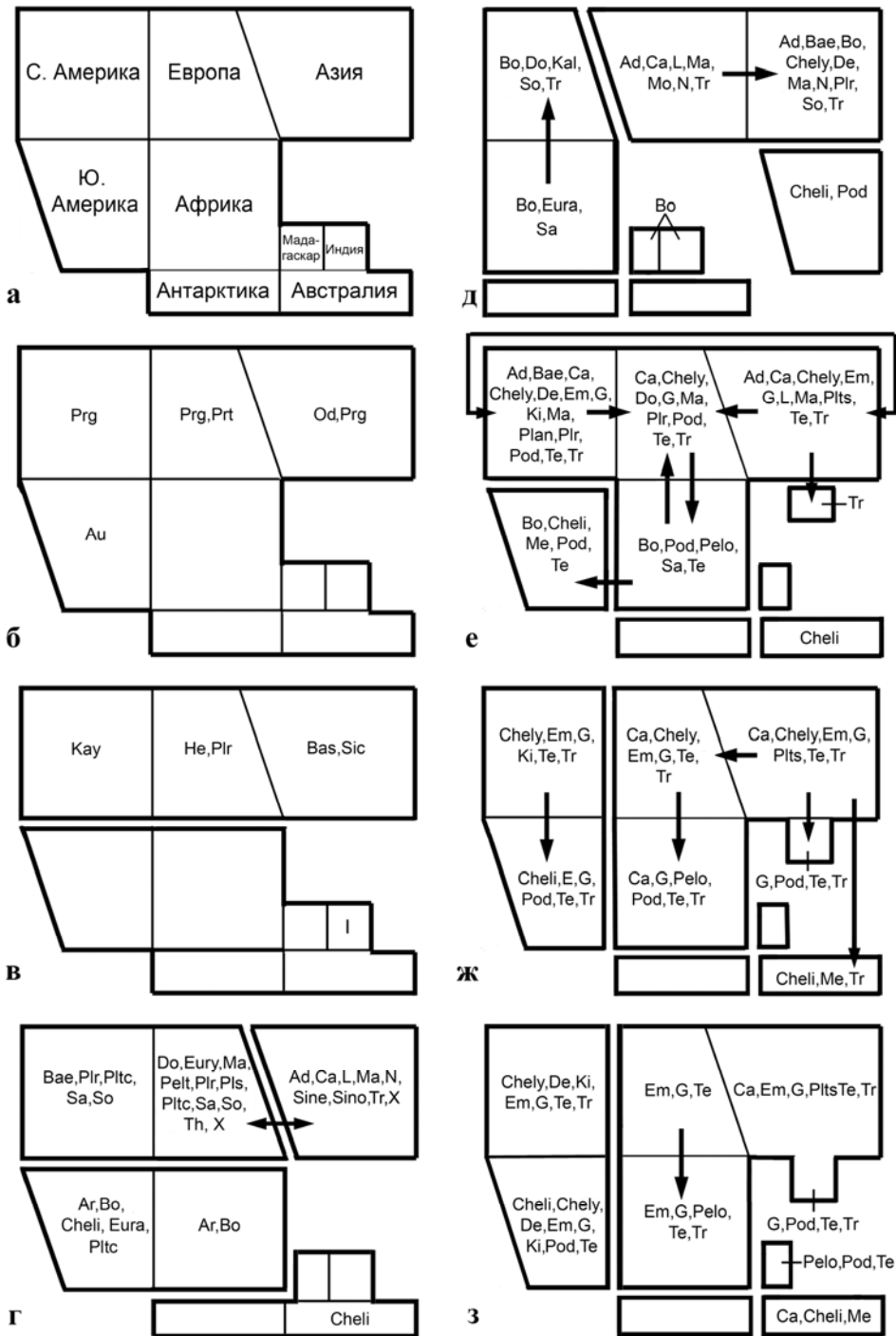


Рис. 2. Палеобиогеография неморских черепах; палеогеографические схемы, основанные на картах из "Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines" (Smith et al., 1994): а – схема, показывающая расположение материков в составе Пангеи; Аравийский полуостров включен в Африку, Новая Гвинея включена в Азию; б – поздний триас; в – ранняя – средняя юра; г – поздняя юра – ранний мел; д – поздний мел; е – палеоген; ж – миоцен – плиоцен; з – плейстоцен – современность. Стрелки показывают предполагаемые направления иммиграций (см. текст). Сокращения: Ad – Adocidae; Ar – Araripemydidae; Au – Australochelyidae; Bae – Baenidae; Bas – Bashuchelyidae; Bo – Bothremydidae; Ca – Carettochelyidae; Cheli – Chelidae; Chely – Chelydridae; De – Dermatemydidae; Do – Dortokidae; Em – Emydidae; Eura – Euraxemydidae; Eury – Eurysternidae; G – Geoemydidae; He – Heckerochelyidae; I – Indochelyidae; Kal – Kallokibotionidae; Kay – Kayentachelyidae; Ki – Kinosternidae; L – Lindholmemydidae; Ma – Macrobaenidae; Me – Meiolaniidae; Mo – Mongolochelyidae; N – Nanhsiungchelyidae; Od – Odontochelyidae; Pelo – Pelomedusidae; Pelt – Peltochelyidae; Plan – Planetochelyidae; Plr – Pleurosternidae; Pls – Plesiochelyidae; Pltc – Platychelyidae; Plts – Platysternidae; Pod – Podocnemididae; Prg – Proganochelyidae; Prt – Proterochersidae; Sic – Sichuanchelyidae; Sine – Sinemydidae; Sino – Sinochelyidae; Sa – Sandownidae; So – Solemydidae; Te – Testudinidae; Th – Thalassemydidae; Tr – Trionychidae; X – Xinjiangchelyidae

При этом, однако, сохраняется конфликт с данными молекулярных исследований, согласно которым черепахи оказываются в составе диапсид (см. Lyson et al., 2011a; Wang et al., 2013). Другие исследователи (Hirasawa et al., 2013) обращают внимание на сходство планов строения панциря черепах и некоторых завроптеригий (диапсида), которое принимается за свидетельство родства этих групп.

Споры вызывает среда обитания и образ жизни древнейших черепах и их предков. Почти все известные поздне триасовые и раннеюрские черепахи были, по-видимому, наземными, что подтверждается анализом пропорций их конечностей, наличием остеодерм и данными по гистологии костей панциря (Joyce and Gauthier, 2004; Scheyer and Sander, 2007). Одонтохелис реконструируется как водная форма на основе пропорций передних конечностей (Li et al., 2008). Эвнотозавр и вероятные родственные группы парарептилий происходят из континентальных отложений и не имеют очевидных водных адаптаций. Таким образом, если предки черепах были наземными (парарептилиями), то одонтохелис, вероятно, представляет форму, вторично перешедшую в водную среду. «Завроптеригиевая» гипотеза, напротив, предполагает происхождение черепах в водной среде и «первичноводность» одонтохелиса.

Базальные черепахи и происхождение черепах современного типа. Базальными называют черепах, не входящих в состав кроновой группы Testudines, т.е. клады, объединяющей всех современных черепах. К базальным черепахам относится одонтохелис и другие примитивные формы (всего различают до шести подотрядов и 11 семейств). Базальные черепахи характеризуются комплексом примитивных признаков, среди которых один из важнейших – это отсутствие сформированных каналов внутренних сонных артерий. Proganochelyidae известны из позднего триаса Германии, Таиланда и Гренландии. Это семейство включает один из наиболее детально изученных видов базальных черепах – *Proganochelys quenstedti* Baur, 1887 из позднего триаса (норий) Германии, который характеризуется сохранением многих примитивных признаков, отсутствующих у других черепах (большое количество костей в черепе, наличие внутричерепной подвижности, отсутствие боковой стенки внутреннего уха, большое количество костных и роговых элементов в панцире и др.), и наличием аутапоморфий (хвостовая булава, редуцированная фаланговая формула и др.) (Gaffney, 1990).

Proterochersidae (поздний триас Германии и Польши) иногда рассматриваются в составе Pleurodira (см. Gaffney et al., 2006; Sulej and Szczygielski, 2012). Australochelyidae известны из позднего триаса Аргентины и ранней юры Южной Африки; см. Sterli et al., 2007). Kayentachelyidae (ранняя юра Аргентины) иногда рассматривается как древнейший представитель Cryptodira (см. Gaffney and Jenkins, 2010; Joyce and Sterli, 2012). Indochelyidae известны из ранней юры Индии (Datta et al., 2000).

Sichuanchelyidae описаны из средней юры Китая (см. Tong et al., 2012). Heckerochelyidae (средняя юра Европейской России) имеют признаки водных черепах (Sukhanov, 2006). Kallokibotionidae известны из позднего мела (маастрихт) Румынии (Gaffney and Meylan, 1992). Meiolaniidae (эоцен Южной Америки и миоцен – голоцен Австралии и Океании) характеризуются наличием двух пар рогов в задней части крыши черепа (см. Gaffney, 1996); интересен факт находок остатков Meiolaniidae в человеческих поселениях возрастом около 3000 лет на острове Вануату в Меланезии (White et al., 2010).

Solemydidae (поздняя юра – мел Европы и мел Северной Америки) имеют необычную скульптуру поверхности панциря, состоящую из бугорков, заякоренных в компактном слое кости (Scheyer and Anquetin, 2008; Joyce et al., 2011). Семейственная принадлежность некоторых базальных черепах пока не определена (см. Sterli and Fuente, 2013). По-видимому, возникновение всех или большинства групп базальных черепах проходило на территории Пангеи в позднем триасе – ранней юре. При последующих делениях Пангеи отдельные группы базальных черепах оказались на разных материках, где сохранялись еще длительное время (Hirayama et al., 2000; Sterli and Fuente, 2013).

Спорным является вопрос о происхождении кроновой группы черепах, то есть черепах современного типа (подотряд/клада Casichelydia). Согласно одной точке зрения, формирование этой клады произошло уже в позднем триасе, а согласно другой – она сформировалась только в средней юре (см. Sterli et al., 2013). Две группы (инфраотряда) Casichelydia – Pleurodira (плевродир, или бокошейные черепахи) и Cryptodira (криптодир, или скрытошейные черепахи) различаются не только способом сгибания шеи, но и другими признаками, из которых наиболее характерный – место расположения блока челюстного аддуктора на отростке крыловидной кости у плевродир или на слуховой капсуле у криптодир (Gaffney, 1975a).

Разнообразие плевродир. В разработке системы плевродир в последнее время достигнут значительный прогресс (Gaffney et al., 2006, 2011). В их составе выделяются не менее восьми семейств (и множество других таксонов разного ранга), из которых только три семейства (Chelidae, Pelomedusidae, Podocnemididae) представлены в современной фауне. Для сравнения в большинстве более ранних систем было всего два семейства плевродир (см. Gaffney, 1984). Древнейшие достоверные плевродир представлены прибрежно-морским семейством Platychelyidae, известным из поздней юры Европы, поздней юры – раннего мела Северной и Южной Америки (см. Gaffney et al., 2006). Примитивное семейство Dortokidae объединяет пресноводных черепах из раннего мела – раннего эоцена Европы (см. Gaffney et al., 2006). Развитие других групп плевродир было связано преимущественно с Гондваной, с возможными проникновениями на территорию Лавразии. Chelidae включают только пресноводных черепах и известны в интервале ранний мел (апт-альб?) – современность только в Южной Америке и Австралазии (Австралия и Новая Гвинея) (Gaffney et al., 2006; Smith, 2010), хотя, по видимому, обитали также в Антарктиде. Филогенетические отношения внутри группы разрешаются по-разному: по морфологическим данным выделяются клады длинношейх и короткошейх хелид независимо от их распространения, а молекулярные исследования поддерживают монофилию южноамериканской и австралазиатской клад (см. Wilson and Sánchez-Villagra, 2011). По палеонтологическим данным дифференциация отдельных родов Chelidae происходила в позднем мелу до разделения Гондваны, а древнейшие хелиды группируются в клады с современными родами (см. Fuente et al., 2011). Pelomedusidae, включающие только пресноводных черепах, известны в интервале миоцен – современность в Африке и в современной фауне Мадагаскара, хотя не определимые до рода остатки указываются из позднего палеоцена Марокко (см. Gaffney et al., 2006). Araripemydidae, известны из раннего мела (апт-альб) Бразилии и Нигера, включают прибрежно-морских или пресноводных рыбадных черепах, напоминавших представителей Trionychidae и длинношейх Chelidae (Gaffney et al., 2006; Sereno and ElShafie, 2012).

Euraxemydidae также включают прибрежно-морских или пресноводных черепах, известных из раннего мела (альб) Бразилии и позднего мела (сеноман) Марокко (Gaffney et al., 2006). Podocnemididae объединяют пресноводных и прибрежно-морских черепах, известных с позднего мела до современности в Южной Америке, из палеогена Северной Америки, палеогена – неогена Африки и Европы, миоцена – ?плейстоцена Индостана. В составе этой группы одна из крупнейших известных черепах – *Stupendemys geographicus* Wood, 1976 из миоцена Бразилии, панцирь которой достигал в длину 230 см (Wood, 1976). Современное разнообразие этой группы ограничено тремя родами, распространенными в Южной Америке и на Мадагаскаре (Gaffney et al., 2011).

Филогенетический анализ современных и вымерших Podocnemididae показывает сестринские отношения между современными родами *Peltocephalus* Duméril & Bibron, 1835 (Южная Америка) *Erymnochelys* Baur, 1888 (Мадагаскар) (Gaffney et al., 2011).

Молекулярные данные поддерживают сестринские отношения *Erymnochelys* с другим современным южноамериканским родом – *Podocnemis* Wagler, 1830 (Noonan et

al., 2000). Bothremydidae включают пресноводных и прибрежно-морских черепах, известных из раннего мела (альба) и палеоцена Южной Америки, позднего мела Индии и Мадагаскара, позднего мела и палеогена (до раннего эоцена) Северной и Центральной Африки и Среднего Востока, позднего мела и палеоцена Северной Америки (Gaffney et al., 2006). Для Bothremydidae отмечается самое высокое среди черепах разнообразие черепных морфотипов; основное направление в эволюции Bothremydidae – развитие давящего челюстного аппарата – приспособление к питанию моллюсками и другими панцирными беспозвоночными (Gaffney et al., 2006).

Примитивные криптодиры и происхождение современных надсемейств скрытошейных черепах. С момента своего появления в летописи (в средней юре) криптодиры уже представлены двумя группами (парвотрядами) – Parascryptodira и Eucryptodira, у которых, в отличие от базальных черепах, внутренние сонные артерии хотя бы частично закрыты снизу крыловидными костями; при этом входы в череп внутренних сонных артерий у паракриптодир находятся по бокам базисфеноида, посередине его швов с крыловидными костями, а у эукриптодир – в задней части крыловидных костей. Правда, по результатам некоторых филогенетических исследований, паракриптодиры не являются монофилетической группой и помещаются среди базальных черепах (Sterli, 2010). Паракриптодиры включают пресноводные семейства Pleurosternidae и Baenidae, а также несколько базальных форм (Lyson and Joyce, 2011).

Большинство паракриптодир сохраняют мезопластроны и другие примитивные признаки. Развитие всей этой группы связано с Евроамерией где ее представители известны со средней юры (бат) до эоцена (см. Lyson and Joyce, 2011). При этом в Европе паракриптодиры известны со средней юры (бат) до раннего мела, отсутствовали в позднем мелу и раннем палеоцене, а в позднем палеоцене появляются снова в результате реколонизации из Северной Америки, где они известны без перерыва с поздней юры до эоцена; несколько их линий пережили мел-палеогеновую границу и существовали в течение длительного времени (Lyson and Joyce, 2009, 2011; Lyson et al., 2011b; Pérez-García, 2012). Baenidae известны только в Северной Америке в интервале мел – эоцен и демонстрируют высокое родовое и видовое разнообразие – только из формации Хэлл-Крик (маастрихт) известно девять видов девяти родов Baenidae (Lyson et al., 2011b). Указания на присутствие Pleurosternidae и Baenidae в мелу Азии (см. Татаринов, 2006) основаны на устаревших данных.

Примитивные (базальные) эукриптодиры представлены надсемействами Plesiochelyoidea, Xinjiangchelyoidea и Macrobaenoidea. Plesiochelyoidea объединяют три семейства (Eurysternidae, Plesiochelyidae и Thalassemydidae) прибрежно-морских черепах Европы, известных из поздней юры (киммеридж) – раннего мела (валанжин) Европы (Lapparent de Broin, 2001; Danilov, 2005). Plesiochelyoidea выделяются среди базальных эукриптодир такими признаками, как полное или частичное закрытие каналов внутренних сонных артерий в черепе, отсутствие мезопластронов и контакт подпорок пластроны с костальными пластинками карапакса. С этой группой может быть связано семейство Sandownidae (поздний мел Анголы, ранний палеоцен Марокко и ранний мел (апт) Великобритании и ранний мел (альб) США), которое известно только по черепным материалам и характеризуются хорошо развитым вторичным костным небом (Tong and Meylan, 2012). Возможно, также, что от Plesiochelyoidea берут начало морские черепахи семейства Protostegidae (см. ниже).

Xinjiangchelyoidea объединяют два семейства пресноводных черепах – Bashuchelyidae, известное только из средней юры Китая, и Xinjiangchelyidae, известное из средней юры – раннего мела Китая и раннего мела Европы. Bashuchelyidae сохраняют мезопластроны, тогда как у Xinjiangchelyidae они отсутствуют. Для обоих семейств характерны захождение средних маргинальных щитков на костальные пластинки и контакт

подпорок пластрона только с периферальными пластинками карапакса. Некоторые филогенетические исследования помещают представителей *Xinjiangchelyidae* в политомию с *Cryptodira* и *Pleurodira*, либо даже среди базальных черепах (Sterli, 2010; Rabi et al., 2013). Более вероятно, что *Xinjiangchelyidae* (и *Xinjiangchelyoidea*) представляют собой парафилетическую группу (граду), с уровня которой происходят надсемейства *Trionychoidea*, *Adocoidea*, *Macrobaenoidea* и *Testudinoidea*; *Trionychoidea* (*Trionychia*) и *Adocoidea* (*Adocusia*), возможно, образуют одну кладу (см. Danilov and Parham, 2006). У всех этих и более продвинутых надсемейств формируются сочленения между шейными позвонками; каналы внутренних сонных артерий имеют тенденцию к закрытию; мезопластроны, как и у *Xinjiangchelyidae*, всегда отсутствуют. По молекулярным данным *Trionychoidea* (*Trionychia*) противопоставляются всем более продвинутому криптодирам, для которых используется название *Durocryptodira* Danilov et Parham, 2006 (см. Joyce et al., 2013).

Macrobaenoidea известны из поздней юры – палеоцена Азии, позднего мела – палеоцена Северной Америки и позднего палеоцена Европы. Они объединяют пресноводные семейства *Macrobaenidae* и *Sinemydidae*, о составе и характеристике которых нет единого мнения (см. Parham and Hutchison, 2003). *Macrobaenoidea* – это парафилетическая группа, представляющая уровень организации, переходный от *Xinjiangchelyoidea* к таким надсемействам, как *Chelonioidae*, *Chelydroidea* и *Kinosternoidea*. На основании данных молекулярно-филогенетических исследований три последние группы были объединены в кладе *Americhelydia* Joyce et al., 2013, название которой подчеркивает ее предполагаемое североамериканское происхождение (Joyce et al., 2013).

Рассмотренное выше двухэтапное формирование современного разнообразия эукриптодир (на уровне надсемейств) отражает результаты как морфологических, так и молекулярных филогенетических исследований (см. Krenz et al., 2005; Danilov and Parham, 2006, 2008; Barley et al., 2010; Joyce et al., 2013).

Продвинутые пресноводные криптодиры. Большинство продвинутых криптодир, как и примитивные их формы, представлены пресноводными черепахами: *Trionychoidea*, *Adocidae* (*Adocoidea*), *Chelydroidea*, *Kinosternoidea*, часть *Testudinoidea*. *Trionychoidea* (*Carettochelyidae* + *Trionychidae*) демонстрируют наибольшую степень выраженности водных адаптаций, характеризуясь более или менее сильной редукцией рогового и костного панциря и преобразованием передних конечностей в ласты. *Carettochelyidae* известны, начиная с раннего мела (апта) Таиланда; в палеогене они распространились в Северную Америку и Европу, а в миоцене – в Африку и Австралию; их современный ареал ограничен Новой Гвинеей и Северной Австралией (Danilov, 2005; Tong et al., 2005). Для *Trionychidae* характерна максимальная степень редукции панциря и кожное дыхание; одна из ключевых адаптаций *Trionychidae* – наличие особых фанероподобных структур из перекрещивающихся пучков коллагеновых волокон в наружном слое компактной кости их панциря, что позволяет этим черепахам значительно редуцировать и уплощать панцирь, сохраняя его защитные свойства (Scheyer et al., 2007). *Trionychidae* известны, начиная с раннего мела (апт) Азии; в позднем мелу они проникают в Северную Америку, в палеогене – в Европу и Индостан, а в миоцене–плиоцене – в Южную Америку, Африку и Австралию (Danilov, 2005). Правда, находка остатков *Trionychidae* в верхнем мелу Европы (кампан Швеции) свидетельствует о проникновении этой группы в Европу еще в мелу (Scheyer et al., 2012).

Современный ареал *Trionychidae* также довольно обширен и включает Азию (вместе с Индостаном), Северную Америку и Африку. Факт присутствия среди меловых *Trionychidae* Азии представителей некоторых продвинутых современных клад говорит о том, что большинство других надродовых клад трехкоготных черепах должны были появиться уже в мелу Азии (Danilov et al., in press). Древнейшие (раннемеловые) *Trionychidae* имеют вполне современный облик и характеризуются сильной редукцией панциря

(Liu et al., 2011). Уже в позднем мелу появляются представители клады *Plastomenidae* Hay, 1902, для которых характерна более высокая степень окостенения панциря, достигающая у отдельных форм до восстановления его «нормального» для черепах состояния; при этом мостовые периферальные части панциря формируются за счет элементов пластрона (see Hutchison, 2009; Joyce et al., 2009). К *Trionychoidea*, возможно, близко семейство *Peltochelyidae* из раннего мела (валанжин – готерив) Бельгии (см. Pérez-García, 2011).

Adocoidea объединяют семейства *Adocidae* и *Nanhsiungchelyidae*, первое из которых является пресноводным, а второе, по-видимому, наземным (см. ниже). *Adocidae* известны в Азии с поздней юры до олигоцена, а в позднем мелу они проникают в Северную Америку, где доживают до конца палеоцена (см. Danilov et al., 2011).

Chelydroidea (с одним семейством *Chelydridae*) впервые появляются в позднем мелу (туроне) Северной Америки, а в эоцене проникают в Евразию, где доживают до плиоцена; их современный ареал ограничен Северной, Центральной и Южной Америкой (Hutchison, 2008). На протяжении всей своей истории *Chelydridae* были морфологически консервативной группой с низким разнообразием. Сближение *Chelydridae* с родом *Platysternon* Gray, 1831 (см. Gaffney, 1975b) основано на признаках параллельного сходства (см. Hutchison, 2008). Современные молекулярные исследования помещают *Chelydridae* с *Kinosternoidea* в одну кладу (Barley et al., 2010). По-видимому, к этой кладе близко семейство *Planetochelyidae* (поздний палеоцен – средний эоцен США), которое является одной из первых групп так называемых коробчатых черепах (box turtles) с развитым гиогипопластральным шарниром (Hutchison, 2012). Эта жизненная форма независимо появилась также среди *Kinosternidae*, *Emydidae*, *Geoemydidae* и базальных *Testudinoidea*.

Kinosternoidea объединяют семейства *Dermatemydidae*, известных в интервале поздний мел (маастрихт) – современность Северной Америки, а также в современной фауне Центральной и Южной Америки, и *Kinosternidae*, известных в интервале ранний эоцен – современность в Северной Америке, а также в современной фауне Центральной и Южной Америки (см. Hutchison, 1991; Knauss et al., 2011).

Testudinoidea объединяют семейства *Lindholmemydidae*, *Platysternidae*, *Emydidae*, *Geoemydidae* и *Testudinidae*, из которых пресноводные все, кроме *Testudinidae* и части *Emydidae* и *Geoemydidae*. *Lindholmemydidae* – парафилетическая группа, включающая базальных *Testudinoidea* из мела (начиная с альба) и палеоцена Азии, проявляющих сходство с примитивными *Emydidae*, *Geoemydidae* и *Platysternidae* (Данилов, 2005). *Platysternidae* известны в Азии с позднего палеоцена до современности (Чхиквадзе, 1989, 1990); указания на их присутствие в палеоцене – эоцене США (Hutchison, 2012) спорно. Положение *Platysternidae* в системе черепах долгое время оставалось спорным, но в последнее время определяется в составе *Testudinoidea* (см. Joyce et al., 2013). *Emydidae* впервые появляются в позднем палеоцене Азии, распространяются в Северную Америку в эоцене, в Европу и Южную Америку – в миоцене, а в Северную Африку – в голоцене (см. Danilov, 2005).

Современное разнообразие *Emydidae* сосредоточено в Новом Свете, а в Евразии (в основном в Европе) известен только один род *Emys* Duméril, 1806, предки которого пришли в миоцене из Северной Америки через Берингию (см. Fritz, 1995). *Geoemydidae* появляются почти одновременно в раннем эоцене Азии, Северной Америки и Европы, проникают в Южную Америку и Индостан, по-видимому, в миоцене – плиоцене, а в Северную Африку – в миоцене (Danilov, 2005). Центр современного разнообразия этой группы – Азия, а в Новом Свете обитает единственный род *Rhinoclemmys* Fitzinger, 1835. *Geoemydidae* и *Testudinidae* образуют кладу *Testuguria* Joyce et al., 2004 (см. Joyce et al., 2013).

Вторичноназемные криптоидры. Несколько групп продвинутых криптоидры демонстрируют разную степень вторичного перехода к наземному (сухопутному) существованию. По-видимому, первой такой группой были *Sinochelyidae*, известные только

из раннего мела Азии. Они характеризуются достаточно примитивной морфологией панциря (на уровне примитивных криптодир), а строением конечностей напоминают Testudinidae (см. Sukhanov, 2000). Положение Sinochelyidae в системе спорно: их либо рассматривают среди базальных черепах, либо сближают с Testudinoidea (см. Hirayama et al., 2000; Sukhanov, 2000).

Еще одна подобная группа – Nanhsiungchelyidae (Adocoidea), сочетающая черты пресноводных и сухопутных форм и известная, начиная с раннего мела (баррем) Азии; в позднем мелу они проникают в Северную Америку, а в конце позднего мела – вымирают и в Азии и в Северной Америке (see Danilov and Syromyatnikova, 2008).

Третья попытка выхода на сушу была предпринята черепахами надсемейства Testudinoidea, примитивные представители которого были пресноводными (Lindholmemydidae; мел и палеоцен Азии). Настоящие сухопутные черепахи (Testudinidae) появляются уже в позднем палеоцене Азии, а начиная с раннего эоцена они распространяются по всем северным материками; в позднем эоцене проникают в Африку (центр современного разнообразия этой группы), в олигоцене – в Южную Америку, в миоцене – в Индостан (Danilov, 2005). Интересно, что молекулярно-филогенетические исследования (Le et al., 2006) показывают связь миоцен-современных южноамериканских тестуидинид (*Chelonoidis* Fitzinger, 1835), не с североамериканскими формами, как предполагалось некоторыми исследователями (Lapparent de Broin, 2002), а с африканскими (*Kinixys* Bell, 1827), что предполагает перемещение тестуидинид в Южную Америку через Атлантику в палеогене, по-видимому, на «плотах». Полуназемные формы независимо появились также в других ветвях Testudinoidea – в семействах Emydidae и Geomydidae, что, как правило, сопровождалось развитием у них подвижных (шарнирных) соединений в панцире (Bramble, 1984).

Морские криптодиры. Три семейства криптодир (Cheloniidae, Dermochelyidae и Protostegidae) представляют специализированных морских черепах и обычно объединяются в надсемействе Chelonioidea. Основные признаки Chelonioidea связаны с преобразованием их конечностей в лапы и с характерным для них способом локомоции, известным как «подводный полет» (см. Hirayama, 1997, 1998). Dermochelyidae и Protostegidae сближаются по многим морфологическим признакам и иногда даже выделяются в отдельное надсемейство Dermochelyoidea Baur, 1988 (см. Lapparent de Broin, 2001). Молекулярные данные свидетельствуют о близком родстве Cheloniidae и Dermochelyidae и положении этих групп в продвинутой кладе Americhelydia (см. Joyce et al., 2013). С другой стороны, сохранение у Protostegidae многих примитивных черт позволяют отдельным авторам исключать эту группу из состава Chelonioidea и выводить ее независимо от каких-то базальных эукриптодир (Joyce, 2007; Parham and Pyenson, 2010; Joyce et al., 2013). Древнейшие Cheloniidae происходят из позднего мела Европы и Северной Америки (Hirayama, 1997). Один из характерных признаков этой группы – развитие вторичного костного неба.

Для эволюции Cheloniidae, наряду с постепенным совершенствованием пелагических адаптаций, выразившихся в специализации панциря и конечностей, характерно неоднократное формирование жизненных форм с режущим и с давящим челюстным аппаратом, связанным с питанием водорослями и панцирными беспозвоночными соответственно (Parham and Pyenson, 2010). Dermochelyidae известны палеонтологической летописи, начиная с позднего мела (сантон Японии) до современности (Hirayama and Chitoku, 1996). Для них характерны крупные размеры (длина панциря более 1.3 м), особое строение плечевой кости и панциря (у постпалеоценовых форм обычный (текальный) панцирь редуцируется и поверх его развивается эпитекальный панцирь, состоящий из мозаики полигональных кожных окостенений; роговые щитки редуцируются). Пика своего разнообразия Dermochelyidae достигли в эоцене, когда одновременно су-

шествовало не менее шести их родов. Начиная с олигоцена, разнообразие этой группы постепенно уменьшается, доходя до одного рода и вида (*Dermochelys coriacea* (Vandellius, 1761)) в современной фауне (Wood et al., 1996). Protostegidae известны только из мела, начиная с позднего апта до маастрихта; некоторые из них были космополитами (Hirayama, 1997). Один из отличительных признаков этой группы – звездчатая форма гио- и гипопластронов у продвинутых форм. Основные преобразования в эволюции Protostegidae были связаны с развитием гигантских головы и конечностей, утратой роговых щитков, редукцией окостенений карапакса и с гигантизмом, достигшим своего апогея у *Archelon ischyros* Wieland, 1896 из позднего кампана США (реконструируемая длина скелета – около 4 м, размах передних конечностей – около 4.9 м) (Hirayama, 1997; <http://en.wikipedia.org/wiki/Archelon>). Морфология конечностей Protostegidae свидетельствует о том, что эти черепахи обитали в поверхностных слоях воды и были плоскими ныряльщиками (Hirayama, 1997).

Закключение. Обзор последних данных по эволюции черепах показывает, что проблема происхождения черепах и их положения в системе остается нерешенной, хотя явно доминируют «диапсидные» гипотезы; продолжаются споры об условиях возникновения черепах и времени появления их кроновой группы. Вместе с тем значительный прогресс достигнут в понимании филогенетических связей и разнообразия плевродир и, в меньшей степени, в реконструкции родственных связей криптодир. Филогения черепах в целом вырисовывается пока только в самом общем виде и представляет своеобразный компромисс между морфологическими и молекулярными филогенетическими гипотезами; положение ряда групп (в основном вымерших) остается неопределенным; необходима более детальная проработка отдельных этапов эволюции черепах, особенно базальных форм и криптодир. К этому можно добавить, что, несмотря на богатую палеонтологическую летопись черепах, в филогенетические исследования пока включена лишь небольшая часть их вымерших таксонов. Перспективы изучения эволюционной истории черепах связаны с решением всех перечисленных проблем.

Список литературы

1. Данилов И.Г. Ранние тестудиноидные черепахи Азии и их положение в системе // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тезисы докладов II Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов. М.: ПИН РАН, 2005. С. 23–24.
2. Данилов И.Г., Черепанов Г.О. Современные представления о происхождении черепах: анализ данных палеонтологии и биологии развития. Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии // Материалы V международной конференции. М. Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, 2010. С. 64–66.
3. Татаринов Л.П. Очерки по эволюции рептилий. М.: ГЕОС, 2006. 231 с.
4. Хозацкий Л.И. Палеонтологическое и стратиграфическое значение ископаемых черепах // Вопросы палеонтологии (Ленинград). 1951 (1950). Т. 1. С. 20–31.
5. Чхиквадзе В.М. Неогеновые черепахи СССР. Тбилиси: «Мецниереба», 1989б. 104 с.
6. Чхиквадзе В.М. Палеогеновые черепахи СССР. Тбилиси: «Мецниереба», 1990. 96 с.
7. Barley A.J., Spinks P.Q., Thomson R.C., Shaffer H.B. Fourteen nuclear genes provide phylogenetic resolution for difficult nodes in the turtle tree of life // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2010. V. 55. P. 1189–1194.
8. Bramble D.M. Emydid shell kinesis: biomechanics and evolution // Copeia. 1974. P. 707–727.
9. Carroll R.L. Problems of the ancestry of turtles / In: Morphology and Evolution of Turtles / Eds. D.B. Brinkman, P.A. Holroyd, J.D. Gardner. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer Science+Business Media Dordrecht, 2012 (2013). P. 19–36.

10. *Danilov I.G.* Die fossilen Schildkröten Europas / In: Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/IIIB: Schildkroten II / Hrsg. U. Fritz. Wiebelsheim: Aula, 2005. S. 329–441.
11. *Danilov I.G., Parham J.F.* A redescription of ‘*Plesiochelys*’ *tatsuensis* from the Late Jurassic of China, with comments on the antiquity of the crown clade Cryptodira // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2006. V. 26. P. 573–580.
12. *Danilov I.G., Parham J.F.* A reassessment of some poorly known turtles from the Middle Jurassic of China with comments on the antiquity of extant turtles // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2008. V. 28. P. 306–318.
13. *Danilov I.G., Syromyatnikova E.V.* New materials on turtles of the family Nanshiungchelyidae from the Cretaceous of Uzbekistan and Mongolia, with a review of the nanshiungchelyid record in Asia // *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 2008. V. 312. No. 1/2. P. 3–25.
14. *Danilov I.G., Sukhanov V.B., Syromyatnikova E.V.* New Asiatic materials on turtles of the family Adocidae with a review of the adocid record in Asia // *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 2011. V. 315. № 2. P. 101–132.
15. *Danilov I.G., Hirayama R., Sukhanov V.B., Suzuki S., Watabe M., Vitek N.S.* Cretaceous soft-shelled turtles (Trionychidae) of Mongolia: new diversity, records, and a revision // *Journal of Systematic Palaeontology*. In press.
16. *Datta P.M., Manna P., Ghosh S.C., Das D.P.* The first Jurassic turtle from India // *Palaeontology*. 2000. V. 43. P. 99–110.
17. *Fritz U.* Kritische Übersicht der Fossilgeschichte der Sumpfschildkröten-Gattung *Emys* A. Dumeril, 1806 // *Zoologische Abhandlungen / Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden*. 1995. Bd. 48. S. 243–264.
18. *Fuente M.S. de la, Umazano A.M., Sterli J., Carballido J.L.* New chelid turtles of the lower section of the Cerro Barcino Formation (Aptian-Albian?), Patagonia, Argentina // *Cretaceous Research*. 2011. V. 32. P. 527–537.
19. *Gaffney E.S.* A taxonomic revision of the Jurassic turtles *Portlandemys* and *Plesiochelys*.
20. *American Museum Novitates*. 1975a. No. 2574. P. 1–19.
21. *Gaffney E.S.* A phylogeny and classification of the higher categories of turtles // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 1975b. V. 155. P. 387–436.
22. *Gaffney E.S.* Historical analysis of theories of chelonian relationship // *Systematic Zoology*. 1984. V. 33. P. 283–301.
23. *Gaffney E.S.* The comparative osteology of the Triassic turtle *Proganochelys* // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 1990. V. 194. P. 1–263.
24. *Gaffney E.S.* The postcranial morphology of *Meiolania platyceps* and a review of the Meiolaniidae // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 1996. V. 229. P. 1–165.
25. *Gaffney E.S., Jenkins F.A.* The cranial morphology of *Kayentachelys*, an Early Jurassic cryptodire, and the early history of turtles // *Acta Zoologica (Stockholm)*. 2010. V. 91. P. 335–368.
26. *Gaffney E.S., Meylan P.A.* The Transylvanian turtle, *Kallokibotion*, a primitive cryptodire of Cretaceous age // *American Museum Novitates*. 1992. No. 3040. P. 1–37.
27. *Gaffney E.S., Tong H., Meylan P.* Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 2006. V. 300. P. 1–698.
28. *Gaffney E.S., Meylan P.A., Wood R.C., Simons E., Campos D. de A.* Evolution of the side-necked turtles: the family Podocnemididae // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 2011. V. 350. P. 1–237.
29. *Hirasawa T., Nagashima H., Kuratani Sh.* The endoskeletal origin of the turtle carapace // *Nature Communications*. 2013. V. 4:2107. P. 1–7. DOI: 10.1038/ncomms3107

30. *Hirayama R.* Distribution and diversity of Cretaceous chelonoids / In: Ancient Marine Reptiles / Eds. J.M. Callaway, E. Nicholls. San Diego, London: Academic Press, 1997. P. 225–241.
31. *Hirayama R.* Oldest known sea turtle // *Nature*. 1998. V. 392. No. 6677. P. 705–708.
32. *Hirayama R., Brinkman D., Danilov I.* Distribution and biogeography of non-marine Cretaceous turtles // *Russian Journal of Herpetology* 2000. V. 7. No. 3. P. 181–198.
33. *Hirayama R., Chitoku T.* Family Dermochelyidae (Superfamily Chelonioidea) from the Upper Cretaceous of North Japan // *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan. New Ser.* 1996. No. 184. P. 597–622.
34. *Hutchison J.H.* Early Kinosterninae (Reptilia: Testudines) and their phylogenetic significance // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 1991. V. 11. P. 145–167.
35. *Hutchison J.H.* History of fossil Chelydridae / In: *Biology of the Snapping Turtle (Chelydra serpentina)* / Eds. A.C. Steyermark, M.S. Finkler, R.J. Brooks. The Johns Hopkins University Press, 2008. P. 14–30.
36. *Hutchison J.H.* New soft-shelled turtles (Plastomeninae: Trionychidae: Testudines) from the Late Cretaceous and Paleocene of North America // *Paleobios*. 2009. V. 29. P. 36–47.
37. *Hutchison J.H.* Chapter 26. New turtles from the Paleogene of North America / In: *Morphology and Evolution of Turtles* / Eds. D.B. Brinkman, P.A. Holroyd, J.D. Gardner. *Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*. Springer Science+Business Media Dordrecht, 2012 (2013). P. 477–497.
38. *Joyce W.G.* Phylogenetic relationships of Mesozoic turtles // *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*. 2007. V. 47. P. 3–102.
39. *Joyce W.G., Gauthier J.A.* Paleoecology of Triassic stem turtles sheds new light on turtle origins // *Proceedings of the Royal Society B*. 2004. V. 271. P. 1–5.
40. *Joyce W.G., Revan A., Lyson T.R., Danilov I.G.* Two new plastomenine softshell turtles from the Paleocene of Montana and Wyoming // *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*. 2009. V. 50. P. 307–325.
41. *Joyce W.G., Chapman S.D., Moody R.T., Walker C.A.* The skull of the solemydid turtle *Helochelydra nopcsai* from the Early Cretaceous of Isle of Wight (UK) and a review of Solemydidae // *Paleontology*. 2011. V. 86. P. 75–97.
42. *Joyce W.G., Parham J.F., Lyson T.R., Warnock R.C.M., Donoghue P.C.J.* A divergence dating analysis of turtles using fossil calibrations: an example of best practices // *Journal of Paleontol.* 2013. V. 87. No. 2. P. 612–634.
43. *Joyce W.G., Sterli J.* Congruence, non-homology, and the phylogeny of basal turtles // *Acta Zoologica (Stockholm)*. 2012. V. 93. No. 2. P. 149–159.
44. *Knauss G.E., Joyce W.G., Lyson T.R., Pearson D.* A new kinosternoid from the Late Cretaceous Hell Creek Formation of North Dakota and Montana and the origin of the *Dermatemys mawii* lineage // *Paläontologische Zeitschrift*. 2011. V. 85. P. 125–142.
45. *Krenz J.G., Naylor G.J.P., Shaffer H.B., Janzen F.J.* Molecular phylogenetics and evolution of turtles // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2005. V. 37. P. 178–191.
46. *Kuratani Sh., Kuraku Sh., Nagashima H.* Evolutionary developmental perspective for the origin of turtles: the folding theory for the shell based on the developmental nature of the carapacial ridge // *Evolution and Development*. 2011. V. 13. No. 1. P. 1–6.
47. *Lapparent de Broin F. de.* The European turtle fauna from the Triassic to the Present // *Dumerilia*. 2001. V. 4. P. 155–217.
48. *Lapparent de Broin F. de.* A giant tortoise from the Late Pliocene of Lesvos Island (Greece) and its possible relationships // *Annales Géologique des Pays Helléniques*. 2002. T. 39. Fasc. A. P. 99–130.
49. *Le M., Raxworthy C.J., McCord W.P., Mertz L.* A molecular phylogeny of tortoises (Testudines: Testudinidae) based on mitochondrial and nuclear genes // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2006. V. 40. P. 517–531.

50. Li Ch., Wu X.-Ch., Rieppel O., Wang L.-T., Zhao L.-J. An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China // *Nature*. 2008. V. 456. P. 497–501.
51. Liu J., Joyce W., Tong H. The oldest morphologically modern soft-shelled turtle (Testudines, Pan-Trionychidae) from the Jehol biota of China // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2011. V. 31. Supplement to No. 3. P. 144.
52. Lyson T.R., Bever G.S., Bhullar B.-A. S., Joyce W.G., Gauthier J.A. Transitional fossils and the origin of turtles // *Biology Letters*. 2010. DOI:10.1098/rsbl.2010.0371
53. Lyson T.R., Joyce W.G. A revision of *Plesiobaena* (Testudines: Baenidae) and an assessment of baenid ecology across the K/T boundary // *Journal of Paleontology*. 2009. V. 83. No. 6. P. 833–853.
54. Lyson T.R., Joyce W.G. Cranial anatomy and phylogenetic placement of the enigmatic turtle *Compsemys victa* Leidy, 1856 // *Journal of Paleontology*. 2011. V. 85. No. 4. P. 789–801.
55. Lyson T.R., Joyce W.G., Knauss G.E., Pearson D.A. *Boremys* (Testudines, Baenidae) from the latest Cretaceous and early Paleocene of North Dakota: an 11-million-year range extension and additional K/T survivor // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2011b. V. 31. No. 4. P. 729–737.
56. Lyson T.R., Bever G.S., Scheyer T.M., Hsiang A.Y., Gauthier J.A. Evolutionary origin of the turtle shell // *Current Biology*. 2013. V. 23. No. 12. P. 1–7. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2013.05.003>
57. Lyson T.R., Sperling E.A., Helmsberg M., Gauthier J.A., King B.L., Peterson K.J. MicroRNAs support a turtle + lizard clade // *Biology Letters*. 2011a. P. 1–4. DOI:10.1098/rsbl.2011.0477
58. Minx P., Delehaunty K.D., Fronick C.C., Fulton L., Graves T.A., Hillier L.W.; Kandoth C., O'Laughlin M., Thane N., Warren W.C., Mardis E.R., Wilson R.K. *et al.* The western painted turtle genome, a model for the evolution of extreme physiological adaptations in a slowly evolving lineage // *Genome Biology*. 2013. V. 14. R 28. http://digitalcommons.wustl.edu/open_access_pubs/1441
59. Noonan B.P. Does the phylogeny of pelomedusoid turtles reflect vicariance due to continental drift? // *Journal of Biogeography*. 2000. V. 27. P. 1245–1249.
60. Parham J.F., Hutchison J.H. A new eucryptodiran turtle from the Late Cretaceous of North America (Dinosaur Provincial Park, Alberta, Canada) // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2003. V. 23. P. 783–798.
61. Parham J.F., Pyenson N.D. New sea turtle from the Miocene of Peru and the iterative evolution of feeding ecomorphologies since the Cretaceous // *Journal of Paleontology*. 2010. V. 84. No. 2. P. 231–247.
62. Pérez-García A. Revisión de la serie tipo de *Peltochelys duchastelli* (Chelonii, Trionychoidea) del Cretácico Inferior de Bernissart (Bélgica) / In: *Viajando a Mundos Pretéritos* / Eds. A. Pérez-García, F. Gascó, J. M. Gasulla, F. Escaso. 2011. P. 249–260.
63. Pérez-García A. *Berruchelus russelli*, gen. et sp. nov., a paracryptodiran turtle from the Cenozoic of Europe // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2012b. V. 32. No. 3. P. 545–556.
64. Rabi M., Zhou Ch.-F., Wings O., Ge S., Joyce W.G. A new xinjiangchelyid turtle from the Middle Jurassic of Xinjiang, China and the evolution of the basipterygoid process in Mesozoic turtles // *BMC Evolutionary Biology*. 2013. V. 13:203. P. 1–28.
65. Rhodin A.G.J., van Dijk P.P., Parham J.F. Turtles of the world: annotated checklist of taxonomy and synonymy // *Chelonian Research Monographs*. 2008. No.5. P. 000.1–000.38.
66. Rieppel O. The relationships of turtles within amniotes / In: *Biology of Turtles* / Eds. J Wyneken, M.N. Godfrey, V. Bels. Boca Raton, London, New York: CRC Press, 2008. P. 345–353.

67. *Scheyer T.M., Anquetin J.* Bone histology of the Middle Jurassic turtle shell remains from Kirtlington, Oxfordshire, England // *Lethaia*. 2008. V. 41. P. 85–96.
68. *Scheyer T.M., Sander P.M.* Shell bone histology indicates terrestrial palaeoecology of basal turtles // *Proceedings of the Royal Society B*. 2007. V. 274. P. 1885–1893.
69. *Scheyer T.M., Sander P.M., Joyce W.G., Bohme W., Witzel U.* A plywood structure in the shell of fossil and living soft-shelled turtles (Trionychidae) and its evolutionary implications // *Organisms Diversity & Evolution*. 2007. V. 7. No. 2. P. 136–144.
70. *Scheyer T.M., Mörs T., Einarsson E.* First record of soft-shelled turtles (Cryptodira, Trionychidae) from the Late Cretaceous of Europe // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2012. V. 32. No. 5. P. 1027–1032
71. *Sereno P.C., ElShafie S.J.* Chapter 14. A new long-necked turtle, *Laganemys tene-rensis* (Pleurodira: Araripemydidae), from the Elrhaz Formation (Aptian–Albian) of Niger / In: *Morphology and Evolution of Turtles* / Eds. D.B. Brinkman, P.A. Holroyd, J.D. Gardner. *Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*. Springer Science+Business Media Dordrecht, 2012 (2013). P. 215–250.
72. *Smith E.T.* Early Cretaceous chelids from Lightning Ridge, New South Wales // *Alcheringa*. 2010. V. 34. No. 3. P. 375–384.
73. *Smith A.G., Smith D.G., Funnell B.M.* *Atlas of Mesozoic and Cenozoic Coastlines*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1994, ix, 99 p.
74. *Sterli J.* Phylogenetic relationships among extinct and extant turtles: the position of Pleurodira and the effects of the fossils on rooting crown-group turtles // *Contributions to Zoology*. 2010. V. 79. No. 3. P. 93–106.
75. *Sterli J., Fuente de la M. S.* New evidence from the Palaeocene of Patagonia (Argentina) on the evolution and palaeo-biogeography of Meiolaniformes (Testudinata, new taxon name) // *Journal of Systematic Palaeontology*. 2013. DOI:10.1080/14772019.2012.708674
76. *Sterli J., Fuente M.S. de la, Rougier G.W.* Anatomy and relationships of *Palaeo-chersis talampayensis*, a Late Triassic Turtle from Argentina // *Palaeontographica*. 2007. Bd. 281(A). S. 1–61.
77. *Sterli J., Pol D., Laurin M.* Incorporating phylogenetic uncertainty on phylogeny-based palaeontological dating and the timing of turtle diversification // *Cladistics*. 2013. V. 29. P. 233–246.
78. *Sukhanov V.B.* Mesozoic turtles of Middle and Central Asia / In: *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia* / Eds. M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge: Univ. Press, 2000. P. 309–367.
79. *Sukhanov V.B.* An archaic turtle, *Heckerochelys romani* gen. et sp. nov., from the Middle Jurassic of Moscow region, Russia / In: *Fossil Turtle Research*. V. 1 / Eds. I.G. Danilov, J.F. Parham. St. Petersburg, 2006. P. 112–118.
80. *Sulej T., Szczygielski T.* New turtles from the Triassic of Poland // *Symposium on Turtle Evolution. Program and Abstracts*. University of Tübingen. 2012. P. 41.
81. *Tong H., Danilov I., Ye Y., Ouyang H., Peng G.* Middle Jurassic turtles from the Sichuan Basin, China: a review // *Geological Magazine*. 2012. V. 149. No. 4. P. 675–695.
82. *Tong H., Meylan P.* Chapter 13. Morphology and relationships of *Brachyopsemys tingitana* gen. et sp. nov. from the Early Paleocene of Morocco and recognition of the new eucryptodiran turtle family: Sandownidae / In: *Morphology and Evolution of Turtles* / Eds. D.B. Brinkman, P.A. Holroyd, J.D. Gardner. *Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*. Springer Science+Business Media Dordrecht, 2012 (2013). P. 187–212.
83. *Tong H., Suteethorn V., Claude J., Buffetaut E., Jintasakul P.* The turtle fauna from the Khok Kruat Formation (Early Cretaceous) of Thailand / In: *Proceedings of the International Conference on Geology, Geotechnology and Mineral Resources of Indochina (GEOINDO 2005)* / Eds. L. Wannakao et al. Khon Kaen University, 2005. P. 610–614.

84. Wang Z. *et al.* The draft genomes of soft-shell turtle and green sea turtle yield insights into the development and evolution of the turtle-specific body plan // *Nature Genetics*. 2013. V. 45. P. 701–706.

85. White A.W., Worthy T.H., Hawkins S., Bedford S., Spriggs M. Megafaunal meiolanid horned turtles survived until early human settlement in Vanuatu, Southwest Pacific // *PNAS*. 2010. V. 107. No. 35. P. 15512–15516.

86. Wilson L.A.B., Sánchez-Villagra M.R. Evolution and phylogenetic signal of growth trajectories: the case of chelid turtles // *Journal of Experimental Zoology*. 2011. V. 316. P. 50–60.

87. Wood R.C. *Stupendemys geographicus*, the world's largest turtle // *Breviora*. 1976. V. 436. P. 1–31.

88. Wood R.C. Johnson-Gove J. Gaffney E.S., Maley K.F. Evolution and phylogeny of leatherback turtles (Dermochelyidae) with descriptions of new fossil taxa // *Chelonian Conservation and Biology*. 1996. V. 2. P. 266–286.

Приложение. Классификация черепах, принимаемая в данной работе.

- ОТРЯД TESTUDINES BATSCH, 1788
- ПОДОТРЯД ODONTOCHELYDIA KARL, 2012, RANK NOV.
 - †Семейство Odontochelyidae Li et al., 2008
- ПОДОТРЯД PROGANOCHELYDIA ROMER, 1966
 - †Семейство Proganochelyidae Baur, 1888
- ПОДОТРЯД PROTEROCHERSIDIA KARL, 2012, RANK NOV.
 - †Семейство Proterochersidae Nopcsa, 1928
- ПОДОТРЯД AUSTRALOCHELYDIA GAFFNEY ET KITCHING, 1994, RANK NOV.
 - †Семейство Australochelyidae Gaffney et Kitching, 1994
- ПОДОТРЯД KAYENTACHELYDIA GAFFNEY ET AL., 1997, RANK NOV.
 - †Семейство Kayentachelyidae Gaffney et al., 1987
 - †Семейство Indochelyidae Datta et al., 2000
 - †Семейство Sichuanchelyidae Tong et al., 2012
 - †Семейство Heckerochelyidae Sukhanov, 2006
- ПОДОТРЯД MEIOLANIFORMES STERLI ET FUENTE, 2013, RANK NOV.
 - †Семейство Kallokibotionidae Nopcsa, 1923
 - †Семейство Meiolaniidae Boulenger, 1887
 - †Семейство Solemydidae Lapparent de Broin et Murelaga, 1996
- ПОДОТРЯД CASICHELYDIA GAFFNEY, 1975
- Инфраотряд Pleurodira Cope, 1864
 - Нанотряд Platychelira Gaffney et al., 2006
 - †Семейство Platychelyidae Bräm, 1965
 - Нанотряд Eupleurodira Gaffney et Meylan, 1988
 - Гиперсемейство Cheloides Gray, 1825
 - Семейство Chelidae Gray, 1825
 - Гиперсемейство Pelomedusoides Cope, 1868
 - Семейство Pelomedusidae Cope, 1868
 - †Семейство Araripemydidae Price, 1973
 - †Семейство Euraxemydidae Gaffney et al., 2006
 - Семейство Podocnemididae Cope, 1868
 - †Семейство Bothremydidae Baur, 1891
- Pleurodira incertae sedis
 - †Семейство Dortokidae Lapparent de Broin et Murelaga, 1996
- Инфраотряд Cryptodira Cope, 1868
 - Парвотряд Paracryptodira Gaffney, 1975
 - †Семейство Pleurosternidae Cope, 1868 (= Glyptopsidae Marsh, 1890)
 - †Семейство Baenidae Cope, 1873
 - Парвотряд Eucryptodira Gaffney, 1975
 - Надсемейство Plesiochelyoidea Baur, 1888
 - †Семейство Eurysternidae Dollo, 1886
 - †Семейство Plesiochelyidae Baur, 1888
 - †Семейство Thalassemydidae Zittel, 1889
 - Надсемейство Xinjiangchelyoidea Nessov in Kaznyshkin et al., 1990, rank nov.
 - †Семейство Bashuchelyidae Tong et al., 2012
 - †Семейство Xinjiangchelyidae Nessov in Kaznyshkin et al., 1990 (= Chengyuchelyidae Yeh, 1990)
 - Надсемейство Trionyochoidea Gray, 1825
 - Семейство Carettochelyidae Boulenger, 1887
 - Семейство Trionychidae Gray, 1825

- Надсемейство Adocoidea Cope, 1870
 - † Семейство Adocidae Cope, 1870
 - † Семейство Nanhsiungchelyidae Yeh, 1966
- Надсемейство Macrobaenoidea Sukhanov, 1964, rank nov.
 - † Семейство Macrobaenidae Sukhanov, 1964
 - † Семейство Sinemydidae Yeh, 1963
- Надсемейство Chelonioidea Opperl, 1811
 - Семейство Cheloniidae Opperl, 1811
 - Семейство Dermochelyidae Fitzinger, 1843 (1825)
 - † Семейство Protostegidae Cope, 1872
- Надсемейство Chelydroidea Swainson, 1839
 - Семейство Chelydridae Swainson, 1839
- Надсемейство Kinosternoidea Agassiz, 1857
 - Семейство Dermatemydidae Gray, 1870
 - Семейство Kinosternidae Agassiz, 1857
- Надсемейство Testudinoidea Batsch, 1788
 - † Семейство Lindholmemydidae Chkhikvadze in Shuvalov et Chkhikvadze, 1975 (= Haichemydidae Sukhanov et Narmandakh, 2006)
 - Семейство Platysternidae Gray, 1869
 - Семейство Emydidae Rafinesque, 1815
 - Семейство Geoemydidae Theobald, 1868
 - Семейство Testudinidae Batsch, 1788
- Eucryptodira incertae sedis
 - † Семейство Peltochelyidae Seeley, 1880
 - † Семейство Planetochelyidae Hutchison, 2012
 - † Семейство Sandownidae Tong et Meylan, 2012
- TESTUDINES incertae sedis
 - † Семейство Sinochelyidae Chkhikvadze, 1973
(= Peishanemydidae Nesson in Nesson et Verzilin, 1981)

**СОВРЕМЕННЫЕ ХРОМОСОМНЫЕ И МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
ЕВРАЗИЙСКОГО ВИДА *ZOOTOCA VIVIPARA* (LICHTENSTEIN, 1823)
(LACERTIDAE): РЕЗУЛЬТАТЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ**

Л.А. Куприянова
Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия
larissakup@zin.ru

**MODERN CHROMOSOMAL AND MOLECULAR INVESTIGATIONS
OF THE EURASIAN SPECIES *ZOOTOCA VIVIPARA* (LICHTENSTEIN, 1823)
(LACERTIDAE): RESULTS AND PERSPECTIVES**

L.A. Kupriyanova
Zoological Institute of the RAS, St. Petersburg, Russia

Живородящая ящерица – один из немногих представителей чешуйчатых пресмыкающихся, обладающая транспалеарктическим ареалом. Она обитает во многих районах Европы и Азии. Вид повсеместно распространен в северной части Евразии от Ирландии и Пиренейского полуострова на западе до Шантарских о-вов, на о-ве Сахалин и в северной Японии на востоке (Ананьева и др., 2004). Этим во многом объясняется повышенный интерес к ней зоологов различных стран. Он усиливается еще тем обстоятельством, что в разных частях ареала вида были обнаружены яйцекладущие и яйцеживородящие популяции, что редко встречается среди рептилий. Все перечисленные особенности привели к многочисленным исследованиям живородящей ящерицы и позволили сделать ряд важных открытий в последние десятилетия XX в. и первые годы XXI в.

В настоящем сообщении будет кратко рассмотрена история изучения *Lacerta (Zootoca) vivipara* (Jacquin, 1787) (Lacertidae) (род и автор описания вида приводятся в соответствии с традиционными воззрениями) и обобщены результаты главным образом цитогенетических и молекулярных исследований вида. Впервые этот вид был отмечен австрийским ботаником Ф.И. фон Жакуином (Franz Josef von Jacquin) в 1787 г. (Jacquin, 1787). В 1996 году австрийский и немецкий герпетологи В. Майер и В. Бишофф на основании комплексных данных выделили его в самостоятельный род *Zootoca* (Mayer und Bischoff, 1996). В работе 2011 года другие немецкие герпетологи доказали, что авторство видового названия «vivipara» должно принадлежать автору, который впервые использовал это название в соответствующем номенклатурном описании вида, а именно согласно Шмидтлеру и Бёме (Schmidtler und Böhme, 2011), Лихтенштейну (Lichtenstein 1823).

Современные исследования живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Lichtenstein 1823) показали, что она характеризуется высоким генетическим разнообразием и высокой географической изменчивостью кариотипа, в первую очередь, половых хромосом. Следует отметить, что вопрос о наличии половых хромосом у рептилий и у лацертидных ящериц в частности долго оставался дискуссионным. Первое сообщение было сделано еще в 1934 году японским исследователем Огума (Oguma, 1934). Он указал, что в кариотипе самца живородящей ящерицы присутствуют 36 акроцентрических (A) хромосом ($2n = 36$), а в кариотипе самки – на одну хромосому меньше ($2n = 35 A$). На основании этих данных им был сделан вывод о том, что у живородящей ящерицы существует полоопределяющий механизм ZZ/ Z0 типа. Однако позднее было показано, что диплоидное число хромосом у самок и самцов вида одинаково и равно 36 (Margot, 1946; Brink van, 1959). Одновременно появились работы, в которых не подтверждалось присутствие половых хромосом у Reptilia (Matthey et Brink van, 1956), а результаты Огума были признаны ошибочными и объяснены несовершенством использованного им метода парафинированных срезов. Однако исследования конца XX века вновь подняли вопрос о существовании половых хромосом у ящериц (King, 1977; Olmo, 1986), в том числе и у живородящей ящерицы (Chevalier et al., 1979; Куприянова, 1986).

Интенсивный кариологический анализ *Z. vivipara* в особенности из разных районов Европы обнаружил высокую межпопуляционную изменчивость особей по структуре половых хромосом, по их числу и по нескольким другим характеристикам. Следует отметить, что несмотря на то, что морфология живородящей ящерицы изучена достаточно полно, проблема идентификации таких особей из различных популяций, встречающихся в разных частях обширного ареала вида, стояла и до сих пор стоит весьма остро. В связи с этим обстоятельством выявленные маркерные признаки кариотипа были использованы для диагностики ящериц. В результате было установлено, что *Z. vivipara* представляет собой сложный комплекс, состоящий из многочисленных популяций, особи которых морфологически слабо дифференцированы, но четко различаются по кариотипу и гаплотипу. В состав комплекса вошли семь ранее неизвестных хромосомных форм вида, две из которых недавно описаны как два новых яйцекладущих подвида (*Z. v. carniolica* Mayer, Böhme, Tiedemann et Bischoff, 2000 и *Z. v. louislantzi* Argibas, 2009). Кроме того, согласно современным исследованиям первый подвид может претендовать на статус вида (Lindtke et al., 2010). Статус остальных хромосомных форм остается пока неясным (Рис. 1; Таблица 1).

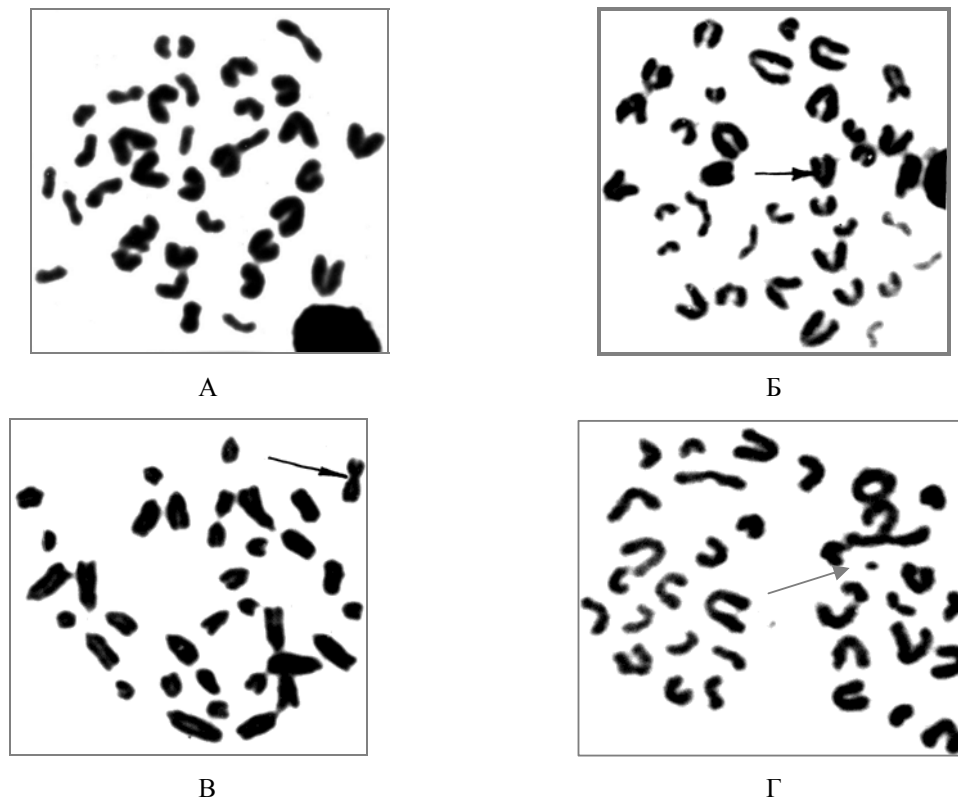


Рис. 1. Метафазные пластинки клеток крови *Zootoca vivipara*: А – $2n = 36$ (самец); Б – $2n = 35$ (самка), $Z_1 Z_2 W$ половые хромосомы, W – акроцентрическая/субтелоцентрическая (A/ST) хромосома, Русская форма *Zootoca v. vivipara*; В – $2n = 35$ (самка), $Z_1 Z_2 W$ половые хромосомы, W – субметацентрическая (SV) хромосома, западная форма *Zootoca v. vivipara*; Г – $2n = 36$ (самка), $Z w$ половые хромосомы, w – акроцентрическая (a) микрохромосома (m), *Zootoca v. carniolica*. Стрелки указывают на W- и w-половые хромосомы (Куприянова, 2004 с изменениями)

В связи со сложной ситуацией в пределах *Z. vivipara* в последние годы был принят поиск решения проблемы структуры вида, его внутривидового разнообразия, распространения и таксономического статуса форм. Подчеркнем, что анализ одного из цитогенетических маркеров хромосом, ядрышкообразующих районов (ЯОР), позволил, например, в 1990 году высказать мнение о том, что *Lacerta (Zootoca) vivipara* следует выделять из рода *Lacerta* (Куприянова, 1990), что, как сказано ранее, было сделано Майером и Бишеффом в 1996 году.

Характеристика кариотипов и распределение подвидов и форм *Zootoca vivipara* в Европе и Азии

№	2n ♂/♀	Система половых хромосом ♂/♀	Морфо- логия пол-х хро-м	Яйцеклад/ живор-ие Я/Ж	Места обитания	Вид, подвид, хромосомная форма
Первая группа кариотипов						
1.	36A/36A	ZZ/Zw	a	Я	Центральная и Юго-западная Европа	<i>Z. v. carniolica</i>
2.	36A/36A	ZZ/Zw	a	Ж	Центральная Европа	<i>Z. v. vivipara</i> венгерская форма
Вторая группа кариотипов						
3.	36A/35 A	ZZ/Z0?	A0?	Ж	о-в Сахалин	<i>Zootoca vivipara</i>
4.	36A/35 (34A+ 1 A/ST)	Z ₁ Z ₁ Z ₂ Z ₂ /Z ₁ Z ₂ W	A, ST	Я	Западная Европа	<i>Z. v. louislantzi</i> (<i>Z. v. vivipara</i> пиренейская форма)
5.	36A/35 (34 A+ 1 A/ST)	Z ₁ Z ₁ Z ₂ Z ₂ /Z ₁ Z ₂ W	A/ST	Ж	Центральная Европа	<i>Z. v. pannonica</i> ?
6.	36A/35 (34A+ 1 ST/A)	Z ₁ Z ₁ Z ₂ Z ₂ /Z ₁ Z ₂ W	ST/A	Ж	Центральная Европа	<i>Z. vivipara</i> (<i>Z. v. vivipara</i> австрийская форма)
7.	36A/35 (34A+ 1 A/ST)	Z ₁ Z ₁ Z ₂ Z ₂ /Z ₁ Z ₂ W	A/ST	Ж	Восточная Европа, Балтийский регион, Азия	<i>Z. v. vivipara</i> русская форма
8.	36A/35 (34A+ 1 SV)	Z ₁ Z ₁ Z ₂ Z ₂ /Z ₁ Z ₂ W	SV	Ж	Западная и Центральная Европа, Балтийский регион	<i>Z. v. vivipara</i> западная форма

На основе кариологических и зоогеографических данных был проведен анализ родственных отношений некоторых форм и подвидов *Z. vivipara* и определены предковые и производные формы и подвиды (Kurpianova, 1990; Курпьянова и Руди, 1990; Odierna et al., 1993).

Анализ нуклеотидных последовательностей гена цитохрома b митохондриальной ДНК особей *Z. vivipara* из различных районов Европы дал возможность построить молекулярное филогенетическое древо вида (Surget-Groba et al., 2001; 2006). На филогенетическом древе выделено 5 кластеров (А, В, С, D и E). Сопоставление всех ранее полученных цитогенетических сведений с этим филогенетическим древом вида показало хорошее соответствие хромосомных и молекулярных данных (Рис. 2).

Кариотипический анализ в основном подтверждает такое подразделение и показывает, что оно маркировано определенными хромосомными изменениями и возникновением разных форм и подвидов. Следовательно, степень согласованности молекулярной и хромосомной эволюции в комплексе «живородящая ящерица» достаточно велика. Однако полная согласованность отсутствует, поскольку некоторые описанные хромосомные формы не выделены отдельным кластером и взаимоотношения некоторых подвидов (кластер С) с другими формами также оставались не ясными, например, подвид *Z. v. pannonica* и австрийской формы *Z. v. vivipara?* (см. Kurpianova et al., 2006).

В итоге всех комплексных исследований большого числа живородящих ящериц из многочисленных географически разобщенных популяций на протяжении всего обширного ареала вида были сделаны важные выводы. Во-первых, установлено, что высокая цитогенетическая дифференциация вида сочетается с 1. низкой морфологической и с 2. невысокой генетической дифференциацией описанных форм и подвидов. Во-вторых, ана-

лиз маркерных признаков хромосом предковой и производных форм *Z. vivipara* позволил уточнить шаги и последовательность эволюционных преобразований хромосом, в первую очередь, половой W/w – хромосомы при подвидо- и формообразовании.

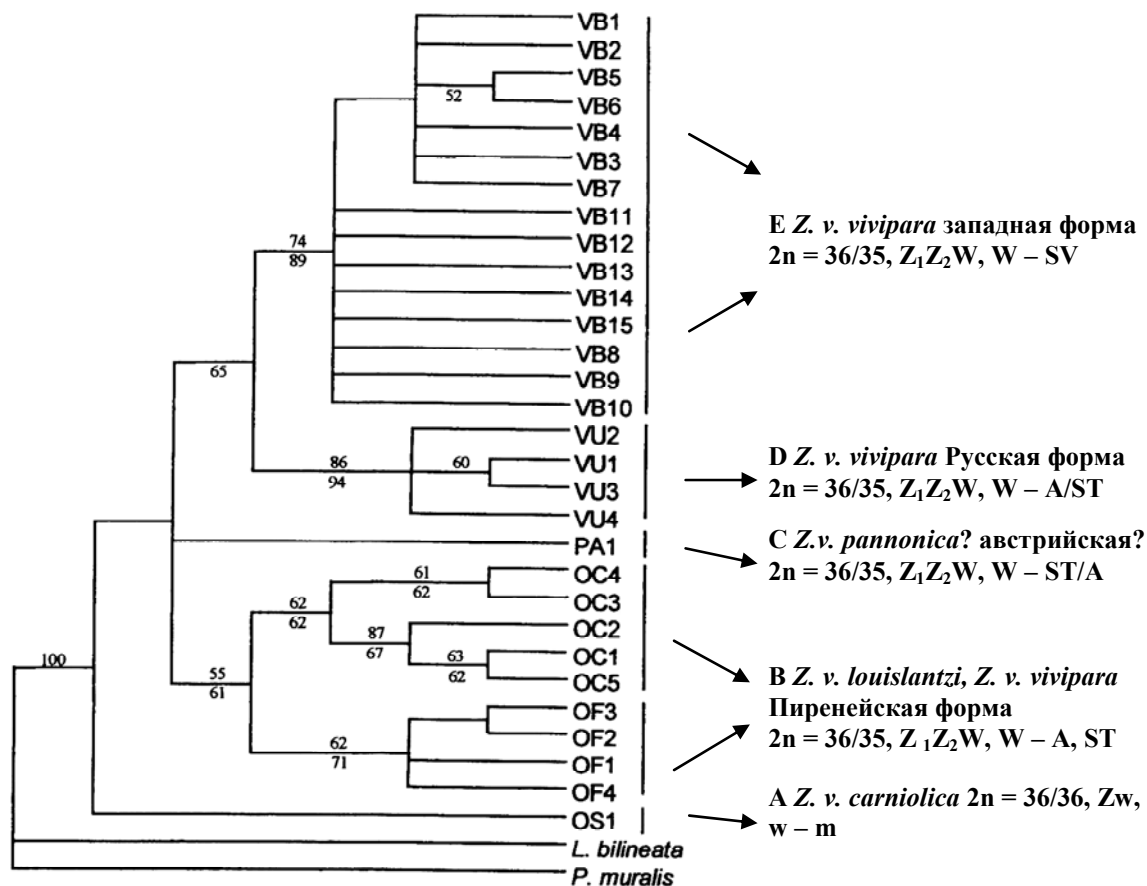


Рис. 2. Сопоставление анализа нуклеотидных последовательностей гена цитохрома b митохондриальной ДНК вида *Zootoca vivipara* и результатов цитогенетических исследований вида *Z. vivipara*. Слева: на филогенетическом древе вида, представленном группой Суржет-Гроба (Surget-Groba et al., 2001), выделено пять кластеров (A, B, C, D и E). Справа: хромосомные формы и подвиды с характеристиками их кариотипов, полученных в серии работ (Курпьянова, 1990; Odierna et al., 2001; Курпьянова et al., 2006) (Курпьянова, 2004 с изменениями)

Кроме того, следует особо подчеркнуть, что все полученные в ходе многолетних изучений сведения о кариотипах яйцекладущих и яйцеживородящих подвидов и форм *Z. vivipara* дали возможность решить часто обсуждаемый в литературе вопрос об однократном и/или многократном возникновении яйцеживорождения в эволюции *Z. vivipara*. Это представляло особую ценность, поскольку молекулярные исследования не давали однозначного ответа на этот вопрос и позволяли говорить как о многократном происхождении яйцеживорождения, так и/или о реверсии способа размножения. Однако как видно из Таблицы яйцекладущие и яйцеживородящие подвиды и формы отмечены среди ящериц, имеющих очень разные характеристики кариотипов. В пределах первой группы кариотипов ($2n = 36\♂/36\♀, Zw$) яйцеживорождение обнаружено у *Z. v. carniolica* и яйцеживорождение – у *Z. v. vivipara*, венгерская форма. Среди второй группы кариотипов ($2n = 36\♂/35\♀, Z_1Z_2W$) яйцеживорождение найдено у *Z. v. louislantzi* и живорождение – у *Z. v. pannonica* и *Z. v. vivipara*, австрийская форма; Русская форма; западная форма). Полученные цитогенетические результаты строго подтверждали гипотезу множественного, по крайней мере два раза, и независимого возникновения живорождения. Один раз это событие произошло у особей в популяциях с первой группой кариотипов ($2n = 36\♂/36\♀, Zw$), а второй – среди особей популяций с резко отличающимися характеристиками кариотипов ($2n = 36\♂/35\♀, Z_1Z_2W$).

В ходе исследований было также продемонстрировано, что все описанные подвиды и хромосомные формы отличаются друг от друга не только по маркерным признакам кариотипа, но и по характеру географического распространения. Оказалось, что в центральной Европе обнаруженные формы *Z. v. vivipara* и подвиды *Z. v. carniolica* и *Z. v. pannonica* обладают ограниченным ареалом и иногда характеризуются мозаичным распределением. Однако две формы имеют широкое распространение: производная западная форма *Z. v. vivipara* повсеместно встречается в западной и центральной Европе, тогда как предковая для западной формы Русская форма *Z. v. vivipara* преобладает в восточной Европе (Таблица 1). Недавно в северо-восточной Европе (Россия, Калининградская область) впервые были встречены обе эти формы номинативного подвида – узкоареальная для России западная форма *Z. v. vivipara* и узкоареальная для Калининградской области Русская форма подвида (Куприянова и др., 2007) и также впервые локализована зона их контакта (Kupriyanova and Melashchenko, 2011). В результате дальнейших кариологических исследований в этом же районе Европы, а именно в Польше, тоже впервые было установлено внутривидовое разнообразие *Z. vivipara* и уточнены границы распространения описанных форм (Куприянова и Бёме, 2012).

В дополнение к рассмотренным фактам все полученные результаты подтверждали еще раз высказанную ранее (Kupriyanova, 1997) гипотезу о том, что южный берег Балтийского моря является зоной вторичного контакта разных форм вида, заселение которого происходило (Куприянова, 2004; Kupriyanova and Melashchenko, 2011) в послеледниковый период с юго-запада и запада особями западной формы и с юго-востока и востока – особями Русской формы *Z. v. vivipara*. Совершенно очевидно, что в ходе дальнейшего хромосомного анализа новые зоны вторичного контакта этих форм можно обнаружить и на территории других стран Балтийского бассейна.

В заключении необходимо подчеркнуть, что несмотря на интенсивное изучение вида хромосомные данные для живородящих ящериц из разных районов Европы и конкретно из северных районов центральной и восточной Европы все еще остаются очень фрагментарными. В связи с этим цитогенетическая идентификация особей *Z. vivipara*, структура вида, хромосомная изменчивость, происхождение и родственные отношения разных яйцеживородящих и яйцекладущих подвидов и форм и роль хромосомной реорганизации в процессах формо- и подвидообразования тоже остаются до конца неизученными. Вместе с тем все полученные результаты ясно показывают, что всесторонние исследования сложного комплекса *Z. vivipara* могут пролить свет на перечисленные и другие нерешенные вопросы. Помимо этого, хромосомный анализ демонстрирует, что такие сведения необходимы не только для оценки кариотипического разнообразия вида и его охраны в разных районах Европы и Азии, но и при разработке рекомендаций по сохранению редких для обследуемых районов популяций вида.

Исследования выполнены при частичной финансовой поддержке Президента РФ по поддержке научных школ НШ 6560. 2012.4.

Список литературы

1. Ананьева Н.А., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г., Даревский И.С., Рябов С.А., Барабанов А.В. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии. С.-П., ЗИН, 2004. 232 с.
2. Куприянова Л.А. О возможных путях эволюции кариотипов ящериц. Систематика и экология амфибий и рептилий // Труды Зоологического института РАН, 1986. Т. 157. С. 86–100.
3. Куприянова Л.А., Руди Е.Р. Сравнительно-кариологический анализ популяций живородящей ящерицы (*Lacerta vivipara*, Lacertidae, Sauria) // Зоол. журн., 1990. Т. 69. Вып. 6. С. 93–101.

4. *Куприянова Л.А.* Цитогенетические подходы к проблеме формо- и подвиообразованию в комплексе *Lacerta (Zootoca) vivipara* (Lacertidae, Sauria) // Цитология, 2004. Т. 46. № 7. С. 649–658.
5. *Куприянова Л.А., Мелащенко О.Б., Алексеев П.И.* Кариологические исследования популяций живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* из зоны Балтийского бассейна (западный регион России) // Цитология, 2007. Т. 49. № 7. С. 601–606.
6. *Куприянова Л.А., Бёме В.* Живородящая ящерица (*Lacerta vivipara* (Lichtenstein 1823), Lacertidae) из северо-восточных и центральных районов Европы: внутривидовое кариотипическое разнообразие // Зоол. Журн., 2012. Т.91. № 11. С. 1428–1432.
7. *Brink G. M. van.* L' expression morphologique de la diagamétie chez les Sauropsidés et les Monotrémés // Chromosoma, 1959. V.10. № 1. P. 1–72.
8. *Chevalier M., Dufaure J. & Lecher P.* Cytogenetic study of *Lacerta* (Lacertidae, Reptilia) with particular reference to sex chromosomes // Genetica, 1979. V.50. № 1. P. 11–18.
9. *Jacquin J.F. von.* *Zootoca vivipara*, observatio Joh. Francisci de Jacquin // Ann. Helvet., 1787. V. 3. P. 33–34.
10. *King M.* The evolution of sex chromosomes in lizards. Evolution and Reproduction // Aust. Acad. Sci., Proc. 4th Int. Conf. Reprod. Evol., 1977. P. 55–60.
11. *Kupriyanova L.A.* Cytogenetic studies in lacertid lizards // Cytogenetics of Amphibians and Reptiles. Basel: Birkhäuser Verlag, 1990. P. 242–245.
12. *Kupriyanova L.A.* Is the Baltic Sea basin a zone of secondary contact between different chromosomal forms of *Zootoca vivipara*? // Mem. Soc. Fauna Flora Fenn., 1997. V. 71. P. 96–97.
13. *Kupriyanova L.A., Mayer W., Böhme W.* Karyotype diversity of the Euroasian lizard *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) from Central Europe and the evolution of viviparity. / Vences M., Kohler J., Ziegler T., Böhme W., (eds.) / Herpetologica Bonnensis, II, Proc. 13th Congress of SEH, 2006. P. 67–72.
14. *Kupriyanova L.A., Melashchenko O.B.* The common Eurasian lizard *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) from Russia: sex chromosomes, subspeciation and colonization // Russian J. of Herpetol., 2011. V. 18. № 2. P. 99–104.
15. *Lichtenstein H.* Verzeichniss der Doubletten des Zoologischen Museums der König I. Universität zu Berlin nebst Beschreibung vieler bislang unbekannter Arten von Säugethieren, Vögeln, Amphibien und Fröschen. Berlin, 1823. Trautwein. 118 p.
16. *Lindtke D., Mayer W., Böhme W.* Identification of a contact zone between oviparous and viviparous common lizards (*Zootoca vivipara*) in central Europe: reproductive strategies and natural hybridization // Salamandra, 2010. V.46. № 2. P. 73–82.
17. *Margot A.* Démonstration de l' absence d'hétérochromosomes morphologiquement différenciés chez deux espèces de Sauriens: *Anguis fragilis* et *Lacerta vivipara* // J. Rev. Suisse Zool., 1946. V. 28. P. 555–596.
18. *Matthey R., Brink D.M. van.* La question des hétérochromosomes chez les Sauropsides. 1. Reptiles // Experientia, 1956. V. 12. № 2. P. 53–55.
19. *Mayer W., Bischoff W.* Beiträge zur taxonomischen Revision der Gattung *Lacerta* (Reptilia: Lacertidae), Teil 1: *Zootoca*, *Omanosaura*, *Timon* und *Teira* als eigenständige Gattungen. Salamandra // Rheinbach., 1996. № 32. P. 163–170.
20. *Odierna G., Kupriyanova L., Capriglione T., Olmo E.* Further data on sex chromosomes of Lacertidae and a hypothesis on their evolutionary trend // Amphibia-Reptilia, 1993. V.14. P. 1–11.
21. *Oguma K.* Studies on Sauropsid Chromosomes. Cytological evidence providing female heterogamety in the lizard (*Lacerta vivipara* J.) // Arch. Biol., 1934. V. 45. P. 27–46.
22. *Olmo E.* Reptilia. Animal Cytogenetics. Berlin-Stuttgart: Gebrüder Borntraeger, 4, 1986, 100 p.

23. *Schmidtler J.F., Böhme W.* Synonymy and nomenclatural history of the Common or viviparous Lizard, by this time: *Zootoca vivipara* (Lichtenstein 1823) // *Bonn Zool. Bul.*, 2011. V.60. № 2. P. 145–159.

24. *Surget-Groba Y., Heulin B., Guillaume C.-P., Thorpe R., Kupriyanova L., Vogrin N., Maslak R., Mazzotti S., Venczel M., Ghira I., Odierna G., Leontyeva O., Monney J.C., Smith N.* Intraspecific Phylogeography of *Lacerta vivipara* and evolution of viviparity // *Molec. Phylogenetics and Evolution*, 2001. V. 18. № 3. P. 449–459.

25. *Surget-Groba Y., Heulin B., Guillaume C.-P., Puky M., Semenov D., Orlova V., Kupriyanova L., Ghira I., Smajda B.* Multiple origins of viviparity, or reversal from viviparity to oviparity? The European common lizard (*Zootoca vivipara*, Lacertidae) and the evolution of parity // *Biol. Jour. of the Linnean Society*, 2006. V. 87. P. 1–11.

СЛОЖНОСТИ И ВОЗМОЖНЫЕ ОШИБКИ ПРИ ПОЛЕВЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ ПО ТЕРМОБИОЛОГИИ РЕПТИЛИЙ

В.А. Черлин
СПбГУП «Зоопарк», Санкт-Петербург, Россия
cherlin51@mail.ru

CHALLENGES AND POSSIBLE ERRORS IN FIELD STUDIES IN THERMAL BIOLOGY OF REPTILES

V.A. Cherlin
Zoological Park, Saint-Petersburg, Russia

Многие герпетологи обращаются к изучению термобиологии рептилий, но, к сожалению, из работы в работу продолжают кочевать одни и те же ошибки, которые значительно снижают научную значимость работ и приводят порой к некорректным и даже к ошибочным выводам. Однако, для того чтобы понять, в чем состоят методические ошибки, необходимо определиться с системой понятий и с терминологией.

Статусы активности

Статусы активности – относительно однородные физиологические состояния, в которых животные данного вида могут в той или иной *мере полноты* осуществлять комплексы поведенческих актов, *а)* реализующих жизнеобеспечение *особей* (индивидуальная безопасность, терморегуляция, питание, и пр.), *б)* включающих их в жизнь *популяций* (поддержание социальной структуры, охрана, размножение и пр.) и *в)* включающих их в жизнь *биоценозов* (пищевые цепи, межвидовые взаимодействия и пр.).

Неактивное состояние – животные, в основном, спят, пребывают в анабиозе и т.п.; их физиологическое состояние делает невозможным протекание важнейших необходимых поведенческих актов активного состояния либо из-за эндогенной фазы суточного ритма (например, сон), либо из-за недостаточного нагрева тела. Если необходимо выйти из неактивного состояния, рептилии либо просто просыпаются (когда температура тела достаточно высокая), либо, используя внешние факторы, повышают температуру тела и приходят в состояние полной активности. В случае крайней необходимости, если они вынуждены совершать определенные поведенческие акты (двигаться, пытаться защищаться и т.п.), то делают это крайне неэффективно, неточно.

Полная активность – животные находятся в физиологическом состоянии, в полной мере обеспечивающем эффективное протекание всех основных поведенческих актов (локомоции, терморегуляция, питание, сексуальность, территориальность, защита, коммуникации и т.п.). В этом состоянии движения рептилий активны, быстры (адекватно видовым особенностям) и точны. В состоянии полной активности, в зависимости от погодных условий, пресмыкающиеся могут проявлять полный набор форм терморегуляционного поведения, обеспечивающего регуляцию температуры тела, т.е. удержание ее в более или менее определенном диапазоне. При этом отдельные группы рептилий могут в течение некоторого времени не регулировать температуру тела даже при достаточно низких ее значениях, если физиология позволяет им в этих условиях, например, эффективно охотиться.

Неполная активность – животные находятся в состоянии неполной активности при температурах тела, недостаточно высоких для перехода в активное состояние; при этом рептилии могут совершать ряд поведенческих актов (локомоции, даже питание), но набор их неполный, реактивность, скорость и точность движений понижены. Терморегуляторные поведенческие реакции в переходных состояниях проявляются, но они направлены исключительно на повышение температуры тела до уровня перехода в со-

стояние полной активности. В переходных состояниях у пресмыкающихся нет ни физиологических, ни экологических возможностей поддержания температуры тела в диапазоне, обеспечивающем полную активность.

Терморегуляционное поведение

Формы *терморегуляционного* поведения – это поведенческие реакции, направленные на *регуляцию теплообмена* тела рептилий со средой, т.е. изменения экспозиции тела животных разным тепловым факторам. Это такие поведенческие реакции, благодаря которым рептилии усиливают или ослабляют поступление теплоты к телу от разных внешних термальных факторов: изменение ориентации тела по отношению к солнечным лучам, отделение туловища от нагретого субстрата или, наоборот, прижатие тела к нему, курсирование между солнечными пятнами и теневыми участками, и т.п. Но об одной форме терморегуляционного поведения следует сказать особо. **Баскинг** – форма терморегуляционного поведения, при которой рептилии греются, т.е. тем или иным способом получают тепло; температура тела при этом может подниматься, оставаться на одном уровне или опускаться. Он может наблюдаться при разных формах термозависимого поведения (см. далее) у всех пресмыкающихся.

Термозависимое поведение

Формы *термозависимого* поведения – это реакции, осуществляющие взаимосвязь *статусов активности* рептилий с температурным фактором.

Формы термозависимого поведения рептилий в неактивном состоянии.

Ночной покой – форма термозависимого поведения, при которой рептилии находятся в ночных убежищах.

Анабиотические состояния – форма термозависимого поведения, при которой рептилии находятся в состоянии холодового оцепенения, летней спячки и т.п.

Формы термозависимого поведения рептилий в состоянии полной активности

Термостабилизирующее поведение (ТСП) – форма термозависимого поведения, при которой особи реализуют комплекс поведенческих актов, направленных на удовлетворение своих индивидуальных потребностей, видоспецифичных потребностей жизнеобеспечения популяции и взаимодействие с биотическим окружением, т.е. выполняют активную функцию в биоценозе (питание, внутривидовые коммуникации, связанные с размножением, территориальностью, поддержанием социальной структуры популяции и т.п., межвидовые коммуникации – охрана территории и т.п.); температура их тела при этом находится (активно удерживается или пассивно оказывается) в определенном нешироком диапазоне, внутри которого стремится оказаться в еще более узких рамках (в модальном диапазоне). ТСП характерно только для игуаноморфных, сцинкоморфных и ангуиноморфных ящериц.

Термонейтральное поведение (ТНП) – форма термозависимого поведения, при которой рептилии, как и при ТСП, реализуют ряд поведенческих актов, направленных на удовлетворение своих индивидуальных потребностей, видоспецифичных потребностей жизнеобеспечения популяции и взаимодействие с биотическим окружением; но, в отличие от ТСП, температура тела при этом может направленно не поддерживаться в узком диапазоне, оказываться часто существенно ниже модальной (предпочитаемой) и поэтому варьировать в довольно широких пределах. ТНП характерно только для ринхоцефалов, гекконовых ящериц, змей, крокодилов и черепах.

Терминг – форма термозависимого поведения, при которой рептилии греются, крайне редко отвлекаясь на другие формы активности (питание, социальные контакты и т.п.), и удерживают температуру тела примерно на одном, достаточно высоком, предпочитаемом уровне. Терминг наблюдается не у всех рептилий, а только у ринхоцефалов, гекконовых ящериц, змей, крокодилов и черепах.

Терминг – чрезвычайно важная форма поведения, поскольку рептилии, для которых она характерна, именно при ней направленно поддерживают температуру тела и набирают необходимое «количество тепла» для протекания важнейших физиологических процессов (переваривания корма, гаметогенеза, беременности).

Добровольный перегрев – форма термозависимого поведения, при которой животные добровольно находятся в зоне интенсивного поступления тепла и специальными поведенческими и физиологическими приемами противодействуют повышению температуры тела, замедляют скорость ее повышения до верхнего предела температуры активного состояния; температура тела при этом обычно выше модального (предпочитаемого) уровня. Эта форма поведения в норме встречается не так уж часто и связано это обычно с некими особыми случаями. Например, самец степной агамы весной в период половой активности очень серьезно относится в охране своей территории и пытается как можно дольше, даже в жаркую середину дня, оставаться на ветках кустов. Беременные самки или животные, проглотившие большую добычу, иногда задерживаются в зоне сильного нагрева, что вызвано соответствующими физиологическими причинами. Могут быть и другие случаи. Эта форма поведения характерна только для игуаноморфных, сцинкоморфных и ангуиноморфных ящериц.

Дневной отдых – форма термозависимого поведения, при которой рептилии, находясь в дневных убежищах, переваривают пищу, отдыхают. Температура тела при этом чаще всего находится (пассивно оказывается или направленно поддерживается) вблизи модального (предпочитаемого) уровня.

Формы термозависимого поведения рептилий в состоянии неполной активности – формы поведения, при которых температура тела не достигает температуры, обеспечивающей полную активность; при этом животное стремится либо повысить ее до необходимого высокого уровня и перехода в состояние полной активности, либо замедлить остывание.

Нагревание – общая форма термозависимого поведения, при которой рептилии, используя внешние источники тепла, повышают температуру тела от низкой ночной до температуры полной активности. Это еще не полная активность!

Остывание – общая форма термозависимого поведения по сути обратная нагреванию, когда температура тела рептилии медленно понижается вслед за температурами среды от нижнего уровня температуры полной активности до температуры ночного покоя. Это уже не полная активность!

Псевдо-ТСП – форма термозависимого поведения, которая наблюдается у рептилий в условиях, когда термальные факторы среды достаточно длительное время не позволяют температуре тела повыситься до температуры полной активности. В этих прохладных условиях рептилии проводят иногда продолжительное время, ожидая появления солнца или начала влияния другого источника активного поступления тепла. При этой форме поведения животные, как и при ТСП, реализуют ряд важных поведенческих функций (питание, локомоции), но набор их неполный, делается это не так активно, как при ТСП, движения недостаточно быстры, точны и результативны. Их основное внимание направлено, прежде всего, на отслеживание возможности нагреться. Мы наблюдали такое поведение у рептилий, живущих в условиях с прохладной и изменчивой погодой: например, у живородящих ящериц, *Zootoca vivipara* в Ленинградской области и в Карелии, у агам Чернова, *Laudakia chernovi* на высоте более 2000 м над уровнем моря на хребте Кугитанг, ранней весной в Каракумах у песчаных круглоголовок, *Phrynocephalus interscapularis*. Эта форма поведения проявляется и у других видов при дефиците тепла. Она характерна только для игуаноморфных, сцинкоморфных и ангуиноморфных ящериц.

Очень важно научиться разделять состояния полной и неполной активности и связанные с ними формы термозависимого поведения! Если их спутать, то это вносит серьезные ошибки в определение границ температур полной активности, искажает определение температурного предпочтения и может катастрофически повлиять на обработку материала, результаты исследований и на их интерпретацию.

Термобиологические показатели

Термобиологические показатели описывают температурные предпочтения и границы жизнедеятельности рептилий. Следует различать термофизиологические и термоэкологические показатели.

Термофизиологические показатели характеризуют физиологическую норму реакции данного вида на температуру, температурные предпочтения, потенциальные границы активности и выносливости рептилий.

Диапазон температур полной активности – весь диапазон температур тела, при котором рептилии находятся в состоянии *полной* активности.

Минимальная и максимальная температуры полной активности ограничивают снизу и сверху диапазон температур полной активности.

Диапазон термостабилизации – довольно узкий и высокий диапазон температур тела, который рептилии, находясь в состоянии полной активности, **направленно** поддерживают у себя в течение более или менее продолжительного времени. Автор считает некорректным называть этот диапазон «оптимальным», поскольку оптимальными правильнее называть температуры, при которых в оптимальном режиме протекают различные физиологические, биохимические и др. процессы, а также поведенческие реакции, рассматриваемые как физиологические процессы (например, зависимость двигательной активности или успеха охотничьего поведения от температуры). В диапазоне термостабилизации, однако, далеко не все функции организма и физиологические процессы протекают в оптимальном режиме.

Модальный диапазон термостабилизации – узкий диапазон температур тела, который наиболее часто отмечается у рептилий в состоянии термостабилизации.

Оптимальные температуры – температуры тела, при которых в оптимальном режиме протекают различные физиологические процессы и поведенческие реакции. Эти температуры имеет смысл указывать именно применительно к каким-то конкретным биохимическим и физиологическим процессам, к поведенческим реакциям рептилий, рассматриваемым как физиологические процессы.

Критические минимум и максимум температуры тела – температуры тела при наступлении холодого и теплового шоков, т.е. абсолютные температурные границы существования рептилий данного вида.

Температуры ночного покоя – температуры тела, которые необходимы рептилиям для поддержания суточного градиента температуры тела. Здесь речь идет не о той температуре, в условиях которой рептилии просто оказываются ночью, не предпринимая никаких специальных усилий для ее изменения. Поскольку мы говорим о термофизиологических показателях, то в данном случае имеется в виду та температура, которую рептилии выбирают в данное время в качестве ночной температуры, имея для этого достаточный выбор условий.

Диапазон суточных колебаний температуры тела – диапазон температур между модальной температурой тела и средней температурой ночного покоя.

«Запас температурной прочности вида» – диапазон температур тела между максимальной температурой полной активности и критическим максимумом. Этот показатель важен, поскольку в ряде случаев может оказаться критическим: у некоторых видов он может быть 7–9°, а у других – всего 1,5–3°.

Термоэкологические показатели характеризуют температурные параметры активности рептилий данного вида в **конкретных экологических условиях**.

Диапазон добровольных температур тела – диапазон температур тела, зарегистрированный у рептилий данного вида, находящихся в состоянии полной активности в данных экологических условиях. Аналог диапазона полной активности в разделе термофизиологических показателей.

Минимальные и максимальные добровольные температуры тела ограничивают диапазон температур полной активности в данных экологических условиях. Аналоги минимальной и максимальной температур полной активности в разделе термofизиологических показателей.

Предпочитаемые температуры – диапазон температур тела при полной активности, который рептилии направленно избирают и поддерживают у себя в данных экологических условиях. Аналог диапазона термостабилизации в разделе термofизиологических показателей.

Модальный диапазон предпочитаемых температур – узкий диапазон наиболее часто встречающихся температур тела внутри диапазона предпочитаемых температур. Аналог модального диапазона термостабилизации в разделе термofизиологических показателей.

Ночные температуры – температуры тела в период ночного покоя, характерные для данных экологических условий. Аналог температур ночного покоя в разделе термofизиологических показателей.

Суточный перепад температур – разница между предпочитаемой и средней ночной температурами тела. Этот показатель очень важен для жизнедеятельности рептилий, поскольку он определяет возможность протекания у них ряда важнейших физиологических процессов. В пример можно привести среднеазиатскую эфу, *Echis multisquamatus*, которая при большом весеннем перепаде не может питаться (точнее – переваривать пищу), но зато в этих условиях активно просекает гаметогенез (особенно у самцов).

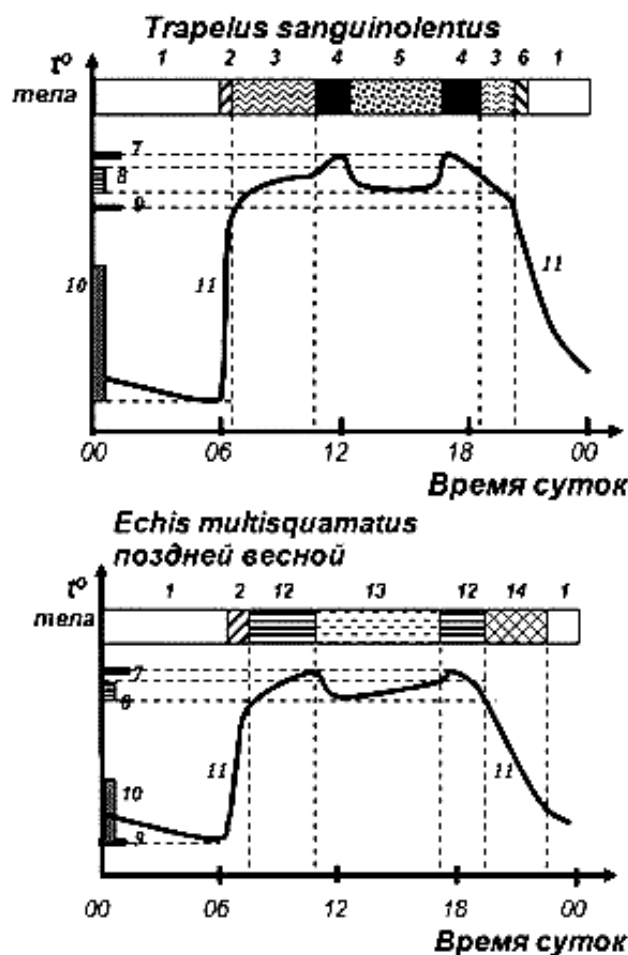


Рис. 1. Взаимосвязь статусов активности и форм термозависимого поведения у рептилий: 1 – ночной покой, 2 – нагревание, 3 – ТСП, 4 – добровольный перегрев, 5 – дневной отдых, 6 – остывание, 7 – максимальная добровольная температура, 8 – диапазон предпочитаемой температуры, 9 – минимальная добровольная температура, 10 – диапазон ночных температур, 11 – суточная динамика температуры тела, 12 – терминг, 13 – дневной отдых=терминг, 14 – ТНП

К лету перепад уменьшается почти до 0, что способствует успешному перевариванию пищи, накоплению жировых запасов и беременности (Черлин и Целлариус, 1981). Аналог диапазона суточных колебаний температуры тела в разделе термофизиологических показателей. Рис. 1 иллюстрирует связь между формами термозависимого поведения и термобиологическими (в данном случае – термозоологическими) показателями, полученными в поле).

Разные подходы к исследованиям термобиологии рептилий

Приведу пример, который демонстрирует два основных подхода к изучению термобиологии рептилий в полевых условиях. В качестве модели использованы материалы нашего исследования термобиологии песчаной круглоголовки, *Phrynocephalus interscapularis* в восточных Каракумах, которые уже были опубликованы нами ранее (Черлин и Музыченко, 1983, 1988). Я демонстрирую два возможных варианта сбора первичных данных и их обработки. Тот вариант, с которым работали мы, учитывает статус активности и формы термозависимого поведения (я называю это в данном случае «вторым исследователем»). При этом диапазон температур термостабилизации определяется только из совокупности данных при ТСП, т.е. в то время, когда рептилии имеют возможность регулировать температуру тела и реально это делают, и определяется он как мода (или модальный класс) из этой совокупности.

Другой вариант («первый исследователь»): герпетолог ловит ящериц, измеряет температуру тела, аккуратно заносит в журнал данные о том, где и когда он их поймал, делает заметки об их поведении, а затем строит соответствующий график. Но он не учитывает статусы активности и формы термозависимого поведения, а собирает и обрабатывает материалы единым массивом. Предпочитаемые температуры он определяет как среднее арифметическое значение из всей совокупности данных при встречах ящериц на поверхности. В случае первого исследователя я использовал тот же массив первичных данных, что получил и второй исследователь, т.е. **первичные данные в обоих случаях одинаковые** (Рис. 2).

По данным первого исследователя диапазоны добровольных и предпочитаемых температур весной окажутся 28,5–43,5° и 38,0–40,5°, а летом – 30,5–44,2° и 38–41° соответственно. Второй же исследователь увидит, что в нижней части всех совокупностей оказываются данные из форм поведения нагревание, псевдо-ТСП и остывание, т.е. из состояния неполной активности. При этом весной встреч при неполной активности существенно больше, чем летом, поскольку ящерицы проще и чаще ловятся при недогреве. А вот при полной активности (т.е. при ТСП) ящерицы встречаются практически в одном и том же диапазоне температур во все сезоны. Только весной верхняя граница ТСП немного ниже, чем летом, поскольку в это время в среде просто еще нет таких высоких температур. Летом, в связи с жаркими условиями, появляется форма поведения «добровольный перегрев», которой не могло быть весной. При этом, если весной ящериц переместят в лабораторию и в корректных экспериментах изучат их температурные предпочтения, то верхняя граница их активности окажется чуть выше, чем в природе и такой же, как в природе летом. То есть небольшие различия в термобиологических показателях у животных весной и летом связаны не с физиологическими различиями в терморегуляции, а с чисто экологическими, внешними причинами. Таким образом, у второго исследователя **на том же самом, что и в первом варианте, первичном материале** диапазоны добровольных и предпочитаемых температур весной окажутся 38,0–43,5° и 40,0–43,0°, а летом – 38,0–44,2° и 40,0–43,0° соответственно.

Из этих данных первый исследователь сделает вывод о сезонной **изменчивости** термобиологических характеристик, а второй – об их **стабильности**. Мне кажется, что прав будет именно второй исследователь. Обратите внимание, что **эти диаметрально противоположные выводы сделаны на основе одного и того же массива первичных**

данных! Кроме того, температурные предпочтения, определяемые у первого исследователя как предпочитаемые температуры, а у второго – как диапазон термостабилизации, а также диапазон добровольных температур у первого исследователя и диапазон температур полной активности (по сути определяющие температуры «активности») оказываются разными: по данным второго исследователя они существенно выше, чем по материалам первого. Вот как важна корректность сбора и обработки информации в термобиологических исследованиях!

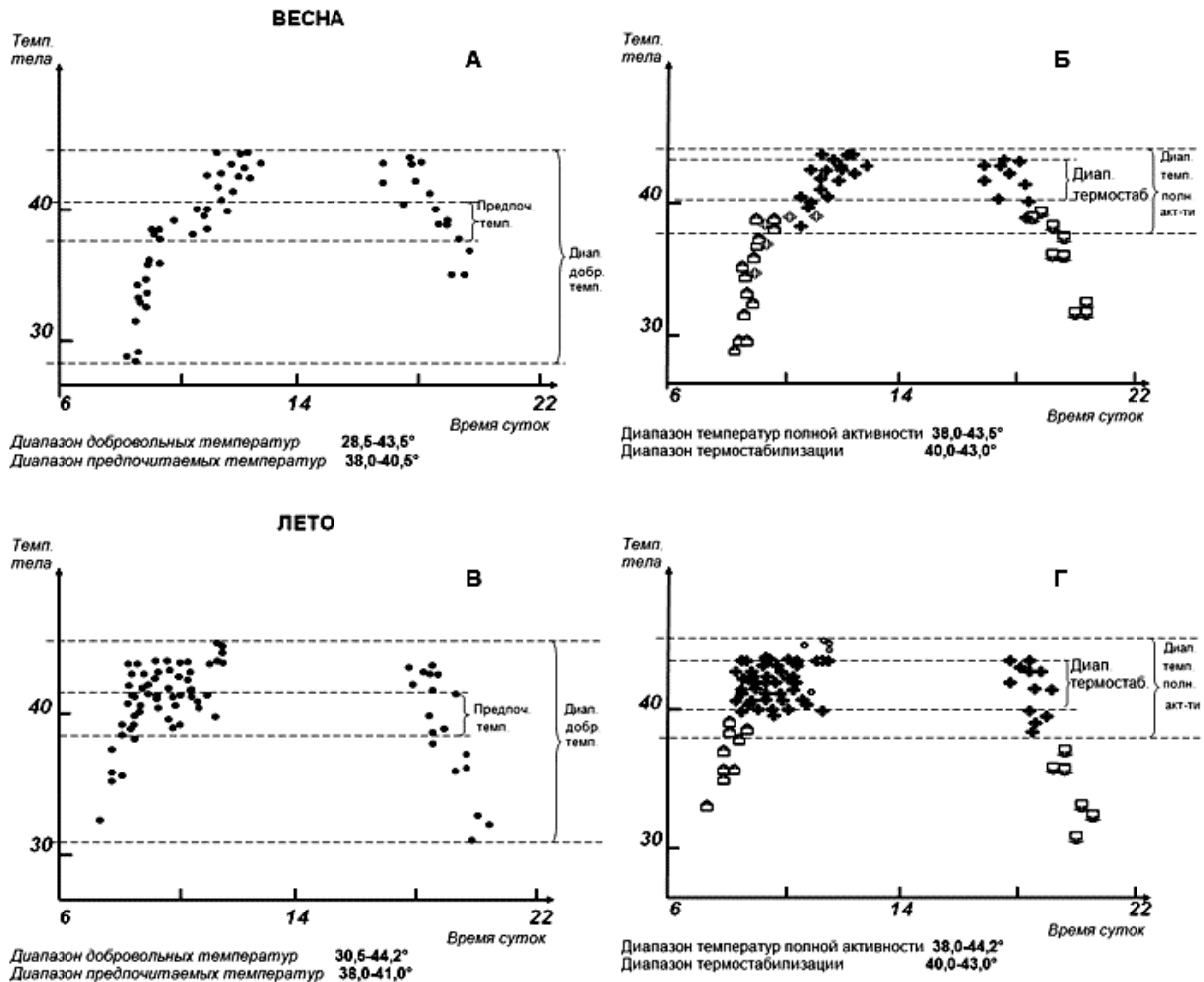


Рис. 2. Материалы исследований термобиологии песчаной круглоголовки, *Phrynocephalus interscapularis* в Каракумах в разные сезоны. А и В – результаты, собранные и обработанные «первым» исследователем (см. в тексте), Б и Г – те же материалы, собранные и обработанные «вторым» исследователем.

А и Б – весна (апрель), В и Г – лето (июль)

Но большинство исследователей все-таки, к сожалению, смешивает в один массив температуры тела, например, при всех встречах дневных ящериц некоторого вида на поверхности. Они определяют диапазон добровольных температур и среднюю величину со статистической ошибкой, но любые средние величины (арифметические, взвешенные и пр.) зависят от качества выборки. Если нам чаще встречаются (легче ловятся) ящерицы в «недогретом» состоянии, т.е. при нагревании и остывании, если, например, весной эти ящерицы намного больше времени проводят в фазе нагревания или псевдо-ТСП и в выборке их доля, естественно, окажется больше, то средние величины такой выборки будут ниже, чем та температура, которую ящерицы на самом деле поддерживают у себя днем (Рис. 2). Тогда мы должны четко понимать, **что** мы таким образом определили: это лишь средняя температура тела ящериц в данных условиях («средняя температура пациентов по больнице»), которая никак не отражает их температурного

предпочтения и, тем более, не может называться предпочитаемой. Таковы, например, данные по средним температурам в работах с разными аридными ящерицами (Huey and Pinka, 1977), с двумя видами ошейниковых игуан (Angert et al., 2002), прыткими ящерицами (Amat et al., 2003), живородящей ящерицей (Van Damme et al., 1987), ящерицами Волжского бассейна (Литвинов, 2008) и очень – очень многие другие опубликованные материалы. А при изучении, например, каких-нибудь змей умеренной зоны (обыкновенный уж, *Natrix natrix* или обыкновенная гадюка, *Pelias berus*), разница между средней арифметической в общей выборке и реально предпочитаемой температурой может достигать 10° и более!

Список литературы

1. Литвинов Н.А. Температура тела и микроклиматические условия обитания рептилий Волжского бассейна // Зоологический журнал, 2008. Т. 87. № 1. С. 62–74.
2. Черлин В.А., Музыченко И.В. Термобиология и экология сетчатой ящурки (*Eremias grammica*), ушастой (*Phrynocephalus mystaceus*) и песчаной (*Ph. interscapularis*) круглоловок летом в Каракумах // Зоологический журнал, 1983. Т. 62. № 6. С. 897–908.
3. Черлин В.А., Музыченко И.В. Сезонная изменчивость термобиологических показателей некоторых аридных ящериц // Зоологический журнал, 1988. Т. 67. № 3. С. 406–416.
4. Amat F., Llorente G.A., Carretero M.A. A preliminary study of thermal ecology, activity times and microhabitat use of *Lacerta agilis* (*Squamata: Lacertidae*) in the Pyrenees // Folia Zool., 2003. V. 52. № 4. P. 413–422.
5. Angert A.L., Hutchison D., Glossip D., Losos J.B. Microhabitat Use and Thermal Biology of the Collared Lizard (*Crotaphytus collaris collaris*) and the Fence Lizard (*Sceloporus undulatus hyacinthinus*) in Missouri Glades // Journal of Herpetology, 2002. V. 36. № 1. P. 23–29.
6. Huey R.B., Pianka E.R. Seasonal Variation in Thermoregulatory Behavior and Body Temperature of Diurnal Kalahari Lizards // Ecology, 1977. V. 58. № 5. P. 1066–1075.
7. Van Damme R., Vanderstighelen D., Verheyen R. Thermal dependence of chemoreceptive predator-recognition in *Lacerta vivipara* // Proc. 4th Ordinary Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol., Nijmegen, 17-21 Aug. 1987. P. 415–419.

**ПЕРВЫЙ ОПЫТ СОДЕРЖАНИЯ НИЛЬСКОГО КРОКОДИЛА
(*CROCODYLUS NILOTICUS LAURENTI*, 1768) В ЗООПАРКЕ УДМУРТИИ**

Е.А. Ардашева

*БУК УР «Государственный зоологический парк Удмуртии», Ижевск, Россия
zooun@yandex.ru*

**THE FIRST EXPERIENCE OF KEEPING NILE CROCODILE
(*CROCODYLUS NILOTICUS LAURENTI*, 1768)
IN «STATE ZOOLOGICAL PARK OF UDMURTIA»**

Е.А. Ardasheva

«State zoological park of Udmurtia», Izhevsk, Russia

Нильский крокодил (*Crocodylus niloticus* Laurenti, 1768) – вид из семейства настоящие крокодилы (Crocodylidae), является охраняемым: включен в Приложения I и II Конвенции CITES и в Международную Красную книгу с категорией LRLc (низкий риск) (Информационный сборник ЕАРАЗА, 2012). По примерным оценкам в дикой природе сейчас насчитывается от 250 000 до 500 000 нильских крокодилов; также около 4000 особей обитает в Национальном парке Крюгера, около 800 особей в заповеднике Сент-Лусия и 2000–3000 особей – в заповедной зоне Ндumu (www.wildliferanching.com, 2009).

Ранее ареал нильского крокодила охватывал практически всю территорию Африки, затрагивая Израиль, Тунис и Сирию. Начиная с XVIII века ареал начал стремительно сокращаться. В настоящее время данный вид распространен к югу от пустыни Сахара, в Восточной Африке, а также на западе Мадагаскара., отсутствует в южной оконечности Африки. Нильский крокодил населяет озера, реки и болота, гораздо реже – солоноватые воды (San Diego zoo, 2010). Масса тела взрослого нильского крокодила может достигать 1000 кг., а общая длина тела составляет до 6 м. Длина новорожденного детеныша составляет около 28–30 см, масса тела – от 80 до 110 г (в зависимости от подвида) (San Diego zoo, 2010). Это один из видов, разведение которых достигло промышленных масштабов. Самые крупные фермы по разведению нильских крокодилов существуют в Южной Америке (Bolton, 1989), однако отмечается, что идеальные условия для интенсивного выращивания данного вида подобрать достаточно сложно (Huchzermeyer, 2003). Данный вид часто встречается в коллекциях зоопарков. Обычно содержатся одиночные особи, как, например, в зоологических парках Абакана, Большеречья, Владивостока, Воронежа, Калининграда, Киева, Минска, Новосибирска, Одессы, Риги, Самары, Санкт-Петербурга, Северска, Старого Оскола, Сургута, Черкасс, Читы и Якутска. От 2 до 4 особей имеют в своих коллекциях зоопарки следующих городов: Баку, Ялта, Бердянск, Ереван, Казань, Пермь, Ташкент, Харьков, Ярославль (Информационный сборник ЕАРАЗА, 2012).

Зоопарк Удмуртии приобрел двух детенышей нильского крокодила на частной выставке рыб и рептилий «Наутилус» в августе 2012 года. Их возраст составлял около 2–3 недель, так как детеныши еще сами не питались и имели на животе не заросший рубец от желточного мешка (Bolton, 1989). Длина особи № 1 при поступлении составляла 33 см, масса 200 г; длина особи № 2 – 32 см, масса 180 г.

Крокодилят поместили в аквариум объемом 70 л., снабженный островком, УФ-лампой (Repti Glo 5.0) и ИК-лампой. В качестве стартового корма предлагали насекомых (San Diego zoo, 2010): домового сверчка (*Acheta domesticus*) и зофобос (*Zophobas morio*). Детеныши начали брать предложенный корм через 9 дней. Ежедневно они съе-

дали по 2–3 личинки зофобоса или по 4 сверчка. Было отмечено, что крокодилята начинают поедать корм только тогда, когда человек, предложивший его, отойдет, однако через 3 недели детеныши научились брать пищу с пинцета. В этот период часто можно было услышать характерную для детенышей крокодила вокализацию (Huchzermeyer, 2003). В возрасте 1,5 месяцев крокодилят начали переводить на кормление живыми суточными крысами. Как пищу детеныши воспринимали только движущиеся объекты. Кормление осуществляли через день. Сначала детеныши съедали по одному крысенку, но через некоторое время начали брать по два. Примерно в это же время прекратились «детские» вокализации.

В ноябре, когда детеныши достигли возраста 3 месяцев, особь № 2, отличавшаяся меньшими размерами, стала проявлять агрессию к более крупной особи № 1, в результате чего последняя получила несколько укусов в область головы. Крокодилят срочно рассадил; раны обработали раствором «Монклавит». В течение 2 недель раны у детеныша № 1 зажили, однако было замечено, что он стал отставать в росте (Рис. 1а, б), вероятно, по причине стресса (Brien et al., 2011; Huchzermeyer, 2003). Вскоре у № 1 были обнаружены признаки рахита в виде задержки роста нижней челюсти. Использование специальных подкормок и препаратов кальция (Tetra Repto Cal, «Кальцид») позволили избежать дальнейшего развития рахита, и челюсти стали выравниваться. В этот период детеныш № 1 стал очень агрессивным и перестал принимать корм, что могло быть следствием как самой травмы, так и проводимых с ним ветеринарных манипуляций.

Далее крокодилят содержали раздельно. Их посадили в клетки с высоким поддоном и разместили внутри подготовленного для них вольера размером 374x290x200 см с водоемом 200x150x35 см. Фоновая температура ночью составляла 26°C, днем до 30°C. Влажность ночью достигала 70%, днем – 50–60%. Температура воды составляла 31°C.

В вольере к тому времени уже содержалась группа красноухих черепах (*Trachemys scripta* Schoerff, 1792). Ежедневно крокодилят под наблюдением выпускали в водоем сначала на 30 минут, затем постепенно довели время пребывания в водоеме до 5 часов в день. В остальное время детеныши находились в клетках во избежание агрессивных контактов с черепахами (Ардашева и Сырых, 2013). В феврале клетки окончательно убрали и оставили крокодилят в вольере. После перевода в вольер детеныши не проявляли друг к другу агрессии. На суше они выбрали себе укрытие под пнем, и оба находились в нем в течение дня. Потребность в укрытии является инстинктивной для детенышей крокодила. В дикой природе молодые крокодилы роют норы по берегам рек и используют их для защиты от хищников в течение первых 5 лет жизни (Bolton, 1989; San Diego zoo, 2010). В воду крокодилята выходили в основном по ночам. По достижении 7-месячного возраста детеныши стали вести себя более активно, выходили в бассейн и днем. В этот же период было отмечено резкое увеличение агрессии по отношению к человеку. Наиболее активно вела себя особь № 2: она чаще выходила из укрытия, а при приближении человека шипела и делала агрессивные выпады в его сторону. К годовалому возрасту крокодилят перевели на питание некрупными мышами. Также они начали брать кусочки рыбы, но менее охотно. Крупных мышей и крысят не давали, так как детеныши еще были не способны разрывать добычу и пытались глотать целиком даже очень крупные кормовые объекты.

Поведение детенышей стало более спокойным, что может объясняться наличием постоянного укрытия, привыканием к вольеру и людям, а также минимизацией любых манипуляций со стороны киперов. После того, как прекратился ежедневный отлов и пересаживание крокодилят в клетки, детеныши начали подпускать человека на достаточно близкое расстояние и даже брали корм со щипцов.

Измерения длины и массы тела животных проводили ежемесячно. Динамика роста детенышей представлена на рис. 1.

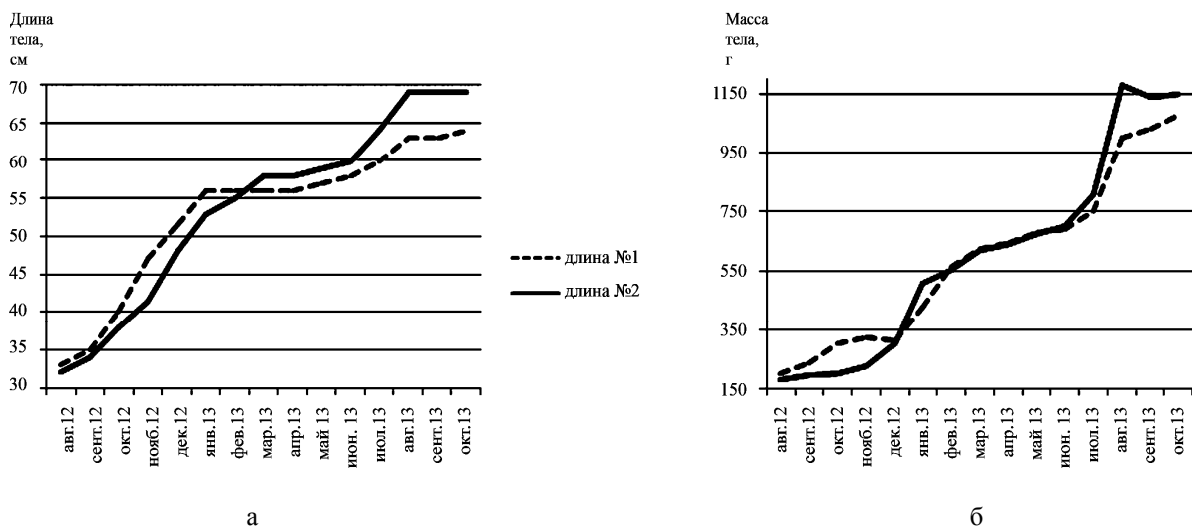


Рис. 1. Динамика роста детенышей нильского крокодила:
а) динамика длины тела; б) динамика массы тела

Было замечено, что рост детенышей происходит скачкообразно. Зафиксировано два периода активного роста: в возрасте 5 месяцев (январь-февраль) и возрасте 1 года (август). В период с февраля по март темпы роста были существенно снижены. Это противоречит данным Болтон (Bolton, 1989), по которым рост крокодилов первого года жизни в оптимальных условиях обычно равномерен. Причину снижения темпов роста точно установить не удалось. Возможно, ею послужил стресс, который крокодилы испытывали во время содержания в клетках, а также последующая адаптация к содержанию в большом вольере с группой черепах. В пользу данной гипотезы свидетельствует совпадение описанных событий с периодом замедления роста детенышей. Тем не менее, прирост особи № 1 за изученный период составил 31 см и 880 г, а особи № 2 – 37 см и 970 г, что соответствует нормальному темпу роста детеныша нильского крокодила (Bolton, 1989; San Diego zoo, 2010).

Динамика роста детенышей нильского крокодила в зоопарке Удмуртии в течение года оказалась неравномерной. Было зафиксировано 2 периода интенсивного роста, один из которых пришелся на зиму, а второй на лето. Весной рост детенышей был значительно замедлен, что может быть связано с действием стрессовых факторов. Однако если рассматривать средний темп роста детенышей, каких-либо отклонений не обнаруживается. Годовой прирост крокодилат в длину составляет более 30 см, что соответствует норме. Одной из проблем в содержании нильского крокодила является подверженность данного вида животных стрессу (Brien et al., 2011; Nuchzermeyer, 2003). Последствием стресса может быть отказ от еды и задержка развития молодняка. Минимизация принудительных контактов с животными, повышение предсказуемости среды, а так же наличие укрытий помогает снизить уровень стресса.

Список литературы

1. Ардашева Е.А, Сырых М.О. Совместные экспозиции павильона «Мир экзотики» в зоопарке Удмуртии // Пять лет зоопарку Удмуртии: реальность и перспективы. Материалы Всероссийской научно-практической конференции. Ижевск: ФГБОУ ВПО «Удмурт. гос. ун-т.», 2013. С. 261–267.
2. Информационный сборник Евроазиатской региональной ассоциации зоопарков и аквариумов. ГБУ «Московский государственный зоологический парк», 2012. Том 2. Вып. 31. 483 с.

3. *Bolton M.* The management of crocodiles in captivity. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1989. 128 p.
4. *Brien M.L, Cherkiss M.S., Parry M.W., Mazzotti F.J.* Housing Crocodilians in Captivity: Considerations for Central America and Caribbean. Gainesville (FL): University of Florida Institute of Food and Agricultural Sciences, 2007. 26 p.
5. *Huchzermeyer F.W.* Crocodiles. Biology, Husbandry and Diseases. Onderstepoort Veterinary Institute, South Africa. CAB International, 2003. 337 p.
6. San Diego zoo, Nile Crocodile (*Crocodylus niloticus*), 2010. http://library.sandiegozoo.org/factsheets/nile_crocodile/crocodile.html
7. San Diego zoo, Nile Crocodile (*Crocodylus niloticus*), 2009. <http://www.wildliferanching.com/content/nile-crocodile-crocodylus-niloticus>

**МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
ПО РАЗМЕРАМ ТЕЛА И ЭРИТРОЦИТОВ У ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ,
PELOPHYLAX RIDIBUNDUS (PALLAS, 1771) В АРМЕНИИ**

М.В. Арзуманян¹, А.И. Варданян², И.Э. Степанян², М.С. Аракелян¹

¹*Ереванский Государственный Университет, Ереван, Армения*

²*Научный центр зоологии и гидроэкологии НАН РА, Ереван, Армения*

arzumanyan.meri@mail.ru

**THE INTERPOPULATION VARIABILITY
OF SIZES OF BODY AND ERYTHROSYTES OF THE MARSH FROG,
PELOPHYLAX RIDIBUNDUS (PALLAS, 1771) FROM ARMENIA**

M.V. Arzumanyan¹, A.I. Vardanyan², I. E. Stepanyan², M.S. Arakelyan¹

¹*Yerevan State University, A. Manoogyan I, Yerevan, Armenia*

²*Scientific center of zoology and hydroecology of NAS RA, Yerevan, Armenia*

Озерная лягушка, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) – один из широко распространенных видов амфибий на территории Армении, характеризуется высоким полиморфизмом окраски и рисунка тела (Stepanyan et al., 2011). Некоторые сведения о размерной изменчивости тела и фенотипах окраски и рисунка тела озерных лягушек Армении были представлены в ряде работ (Мелкумян и Сирунян, 1988; Манукян, 2002). Однако исследования межпопуляционного полиморфизма лягушек одновременно на клеточном, и на организменном уровнях ранее не проводили.

Несмотря на то, что эритроциты позвоночных животных (и, в частности, амфибий), обладают высокой видоспецифичностью размеров (Gregory, 2003), известны данные, показывающие их изменчивость, обусловленную как загрязнением среды обитания, так и некоторыми другими факторами (Velcheva et al., 2006; Mueller et al., 2008; Kozłowski et al., 2010). Особый интерес представляет изучение изменения размерных показателей эритроцитов и тела, а также связь между этими двумя параметрами у лягушек из горных популяций.

Целью данной работы было изучение межпопуляционной изменчивости морфологических параметров тела и эритроцитов у озерных лягушек, населяющих горные районы (1560–1900 м н.у.м.) Армении.

Объектом исследования служили половозрелые озерные лягушки *P. ridibundus*, отловленные из четырех локалитетов: Анкаван (окр. с. Артавазд, ущелье р. Мармарик 40°37'23" с.ш., 44°34'23" в.д., 1870 м н.у.м., Котайкский р-н), Личк (окр. с. Личк, ущелье р. Аргишти, 40°09'50.13" с.ш., 45°13'09" в.д., 1900 м н.у.м., Гегаркуникский р-н), Вохчаберд (окр. с. Вохчаберд, между ущельями рр. Раздан и Азат, 40°09'05" с.ш., 44°38'60" в.д., 1652 м н.у.м., Котайкский р-н), Бжни (окр. с. Бжни, ущелье р. Раздан, 40°27'110" с.ш., 44°38'59.02" в.д., 1560 м н.у.м., Котайкский р-н) (Рис. 1А). Перечисленным локалитетам присвоены следующие названия: «Анкаван», «Личк», «Вохчаберд» и «Бжни». Животные были отловлены на сравнительно сходных высотах, так как согласно литературным данным (Мелкумян и Сирунян, 1988), размеры тела у озерных лягушек изменяются в зависимости от высоты. Всего было изучено 80 особей (30 самок и 62 самца, в том числе: 13 самцов и 5 самок из «Вохчаберд», 9 самцов и 13 самок из «Бжни», 12 самцов и 7 самок из «Личк», и, из «Анкаван» 28 самцов и 5 самок).

Морфологические измерения осуществляли по стандартной схеме, предложенной А.Г. Банниковым с соавторами (1977). Регистрировали следующие морфометрические параметры тела: L – длина тела, L.c. – длина головы, Lt.c – ширина головы, Sp.p. – расстояние между внутренними краями верхних век, F – длина бедра, T – длина голени, D.p.– длина первого пальца задней конечности, C.i. – длина внутреннего пяточного

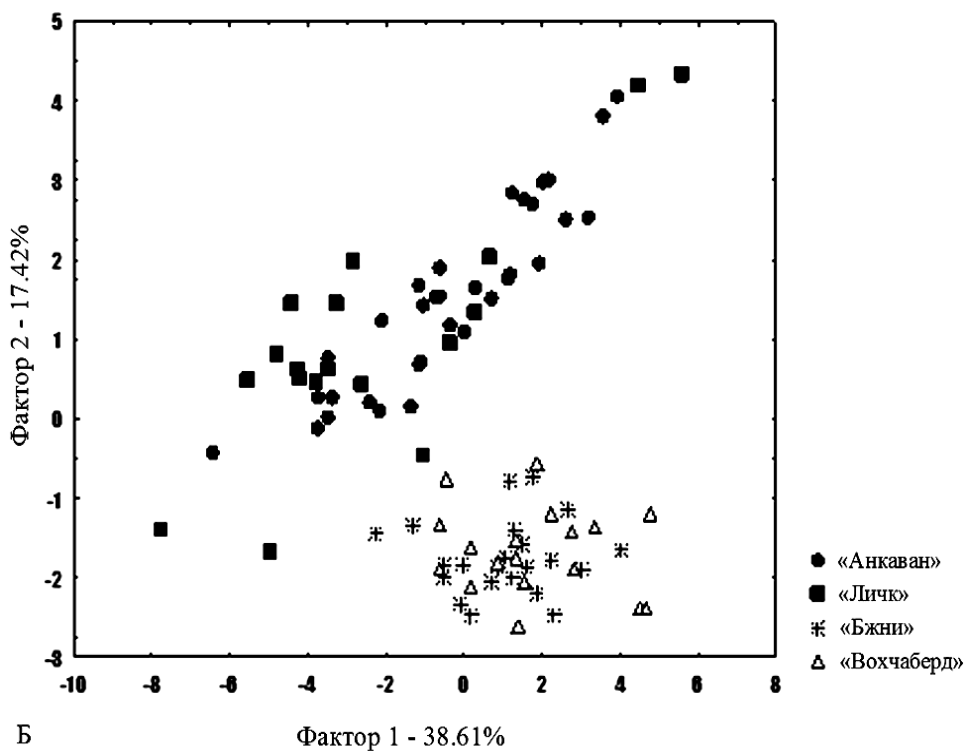


Рис. 1. А – места сбора *P. ridibundus* в Армении; Б – диаграмма рассеивания первых двух нагрузок анализа главных компонент данных морфометрических признаков тела лягушек из четырех локалитетов в Армении

бугра, а также индексы: $L/(F+T)$, $Lt.c*L.c./L$, $T/S.p.p$. Длинноногие (тест вытягивания задней ноги вперед вдоль туловища) и длинномордые особи были охарактеризованы согласно формулам: $L < (F+T)$, и $L.c > Lt.c$ соответственно. Рассчитывали среднее арифметическое по каждому морфометрическому параметру (Mean), ошибку среднего арифметического (SE), стандартное отклонение (SD), минимальное значение параметра (min) и максимальное значение параметра (max).

Препараты эритроцитов готовили по стандартной методике, делая мазок крови на предметном стекле. Препарат фиксировали 100% метанолом, окрашивали 4% красителем Гимза и фотографировали с помощью цифровой камеры (Samsung Digital Camera 5x) на световом микроскопе («NU-2E» с увеличением 12,5 x 50). Полученные изображения обрабатывали с помощью программы Image J 1.37 (Wayne Rasband, National Institute of Health, Maryland, USA, <http://rsb.info.nih.gov/ij>). У зрелых эритроцитов измеряли следующие параметры: площадь проекции клетки на стекло (Area), периметр (Perimeter), горизонтальный диаметр (M), вертикальный диаметр (m) и индексы: Area/Perimetr (отклонение от «стандартного» размера клетки) и M/m (степень поляризации клетки). По каждой особи было изучено 200 зрелых эритроцитов. Обработку результатов по первичным промерам проводили общепринятыми методами статистического анализа (Principal Component Analysis; ANOVA, Scheffe test) с использованием пакетов программы STATISTICA 7.

Внутривидовой анализ морфометрических признаков у озерных лягушек, собранных из 4-х локалитетов Армении показал, что в выборке «Анкаван» 70,8% особей были длинноногими и 1,0% остромордыми; а в «Личк» – 77,8% длинноногими и 1,0% остромордыми. Лягушки из локалитетов «Вохчаберд» и «Бжни» все оказались длинноногими, а остромордые не были отмечены. По данным морфологических параметров тела лягушек был проведен анализ главных компонент популяций и построен график рассеивания по первым двум факторам нагрузки (Рис. 1Б), на котором видно, что выборки отчетливо формируют две группы «Анкаван»+«Личк» и «Вохчаберд»+«Бжни». На первый фактор нагрузок больше всего влияет признак: Sp.p. (расстояние между внутренними краями верхних век), а на второй фактор нагрузок – F (длина бедра) и T (длина голени).

Межпопуляционный анализ с использованием метода множественных сравнений Шеффе, дисперсионного анализа по данным индексов длины ног и головы ($L/(F+T)$, $Lt.c*L.c./L$, $T/Sp.p.$) среди самцов выявил, что лягушки из выборок локалитетов «Анкаван» и «Личк» достоверно отличаются ($P < 0.001$) от таковых «Вохчаберд» и «Бжни».

Согласно результатам дисперсионного анализа двух морфометрических индексов эритроцитов (Area/Perimeter и M/m; Табл. 1), клетки лягушек из выборок локалитетов «Вохчаберд» и «Бжни» оказались сходными по «стандартным» размерам ($P=0.9982$) и по степени поляризации ($P=0.9862$). Эритроциты лягушек из «Анкаван» достоверно отличались от всех других выборок ($P < 0.001$) по вышеуказанным индексам, а эритроциты лягушек из «Личк» были схожи по степени поляризации с таковыми из «Вохчаберд» и «Бжни», а по «стандартным» размерам показали отличие от всех остальных популяций ($P < 0.001$).

Изучение распространения длинноногих и остромордых особей озерных лягушек в выборках из четырех локалитетов горных районов Армении показало высокий процент встречаемости длинноногих и остромордых самцов. Полученные нами данные по указанным признакам сходны с таковыми, отмеченными у бурых лягушек (*Rana arvalis*, *R. a. wolterstorffi*) (Строилов, 2008).

Анализ морфометрических параметров тела и индексов выявил две группы озерных лягушек в Армении, которые были сформированы географически близкими популяциями: «Вохчаберд»+«Бжни» и «Анкаван»+«Личк». Эти данные хорошо согласуются с результатами анализа участков двух митохондриальных (ND2 и ND3) и одного ядерного (serum albumin intron (Rana CR1)) генов (И. Степанян, неопубликованные данные).

Достоверность различий (P, ANOVA, Scheffe test) между зрелыми эритроцитами озерных лягушек из выборок: I – «Вохчаберд», II – «Бжни», III – «Анкаван», IV – «Личк»

	Area/Perimetr				M/m			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV
I		0.9982	0.0000	0.0000		0.9862	0.0044	0.9994
II	0.9982		0.0000	0.0000	0.9862		0.0011	0.9619
III	0.0000	0.0000		0.0000	0.0044	0.0011		0.0018
IV	0.0000	0.0000	0.0000		0.9994	0.9619	0.0018	

Что касается клеток крови, то известно, что размеры эритроцитов амфибий обладают видоспецифичностью и, в высокой степени коррелируют с количеством ядерной ДНК (Gregory, 2003). Выявленная нами межпопуляционная изменчивость по размерам эритроцитов у озерных лягушек в Армении может быть связана с внутривидовой изменчивостью по размеру генома у данного вида, описанной ранее на Кавказе (Литвинчук и др., 2008).

Таким образом, в результате сравнительного анализа цито-морфологических параметров эритроцитов у озерных лягушек, обитающих в популяциях, расположенных на высоте от 1560-1652 м. н.у.м. («Вохчаберд» и «Бжни»), с одной стороны, и 1870–1900 м. н.у.м. («Анкаван» и «Личк»), с другой стороны, выявилась связь размерных параметров тела и клеток крови с географическим местоположением выборок, что можно объяснить с позиций генетического родства и географического местоположения популяций озерных лягушек в Армении.

Список литературы

1. Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся СССР. 1977. М.: Просвещение. 415 с.
2. Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Боркин Л.Я., Скоринов Д.В. Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран // Вопросы герпетологии, Пушино-на-Оке – Санкт-Петербург, 2008. С. 247–257.
3. Манукян А. Сравнительная характеристика некоторых морфометрических характеристик озерных лягушек (*Rana ridibunda* Pall.). Дипломная работа. Армянский Педагогический Университет. Ереван, 2002. 20 с.
4. Мелкумян Л.С., Сирунян А.С. Максимальные размеры популяций амфибий, обитающих на разных высотах над уровнем моря // Биологический журнал Армении, 1988. 41(8). С. 707–709.
5. Строилов М.В. Изменчивость остромордых лягушек (*Rana arvalis*) из Харьковской области по относительным размерам ног и головы // Вопросы герпетологии”, материалы III съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. 2008. С. 384–389.
6. Gregory T.R. Amphibian erythrocyte sizes. <http://www.genomesize.com/cellsize/amphibians.htm> October 15, 2003.
7. Kozłowski J., Czarnoleski M., François-Krassowska A., Maciak S., Pis T. Cell size is positively correlated between different tissues in passerine birds and amphibians, but not necessarily in mammals / Biol Lett., 2010. 6(6). P. 792–796.
8. Mueller R.L., Gregory T.R., Gregory S.M., Hsieh A., Boore J.L. Genome size, cell size, and the evolution of enucleated erythrocytes in attenuate salamanders // Zoology (Jena), 2008. 111(3). P. 218–230.
9. Stepanyan I., Schreiber R., Plotner J. On the systematic status of water frogs in Armenia and southern part of Nagorno Karabakh republic // Материалы международной научной конференции “Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа”. Ереван, 2011. С. 291–292.
10. Velcheva I., Arnaudov A., Gecheva G., Mollov I. A study on some physiological parameters of three hydrobiotic species under the influence of copper // Proceedings of 2nd International Symposium of Ecologists of Montenegro, Kotor, 2006. P. 155–161.

НЕЙРОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ КЛЕТОЧНЫХ СУБПОПУЛЯЦИЙ VI СЛОЯ СРЕДНЕГО МОЗГА СЕРОЙ ЖАБЫ (*BUFO BUFO*) В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННЫХ БИОТОПОВ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ

Л.Н. Афанаскина
ГБОУ ВПО КрасГМУ, Красноярск, Россия
afanln@mail.ru

NEUROMORPHOLOGICAL PLASTICITY OF CELL SUBPOPULATIONS OF VI LAYER OF THE MIDDLE BRAIN OF THE COMMON TOAD (*BUFO BUFO*) IN CONDITIONS OF ANTHROPOGENIC HABITATS IN KRASNOYARSK REGION

L.N. Afanaskina
GBOU VPO KrasGMU, Krasnoyarsk, Russia

Функцией нервной системы является адаптация организма к изменяющимся условиям среды, обусловленной необходимостью различия значимых сигналов, формированием непрерывно обновляющихся генерализованных представлений и выработкой моторных программ (Карпин, 2005). Эволюционно закрепились механизмы репаративных перестроек и приспособления на уровне клеточных популяций структур мозга к меняющимся условиям биоты. Изучение адаптивных процессов на разных уровнях организации является значимым, позволяет объективно оценить масштаб преобразований в биоте урбанизированных территорий и степень экологической пластичности видов (Вершинин, 2007).

Целью настоящего исследования было изучение адаптивных перестроек с позиции анализа морфоцитохимических показателей на популяционно-клеточном уровне популяций VI слоя среднего мозга ихтиопсидного типа серой жабы *Bufo bufo* при воздействии факторов среды.

Материалом для исследования послужили серые жабы (*B. bufo*), отловленные в мае-июне 2009–2010 гг. из биотопов Красноярского края, отличающихся степенью урбанизации и уровнем загрязнения окружающей среды. Животные первой группы отловлены из поймы реки Берешь Шарыповского района ($n = 4$, $m = 35,7 \pm 2,7$ г) – территория с повышенным уровнем загрязнения. Вторая группа амфибий набрана из поймы р. Канзыба, Курагинского района ($n = 7$, $m = 48,6 \pm 2,6$ г) – территория с низким уровнем загрязнения природной среды (Государственный доклад, 2008).

Забор материала у амфибий осуществлялся с соблюдением правил Международной федерации по защите животных (Приложение к приказу МЗ СССР №755 от 12.08.77; Приказ №1179 МЗ СССР от 11.10. 1983 и № 267 МЗ РФ от 19.06.2003) под воздушно-эфирным наркозом путем декапитации головы.

Изъятый мозг фиксировали по стандартной гистологической технике для нервной ткани, с последующим изготовлением серийных срезов с использованием санного микротомы «Slide 2002» (Орлянская и др., 2006). Готовые срезы толщиной 5-7 мкм (в зависимости от структуры биологического материала) окрашивали на выявление рибонуклеопротеидных комплексов тионином по Нисслию в модификации И.В. Викторова (1969) и на содержание общего белка амидочерным (АЧ 10Б) (Луппа, 1980).

Исследуемая структура – VI слой среднего мозга, являющегося высшим интегрирующим центром, обеспечивающим регуляцию и координацию движений у амфибий. Дифференцировку структур проводили по атласам мозга земноводных (Kemali, 1969). Изучены линейные характеристики клеток (площадь сечения тела – Ст, цитоплазмы – Сц, ядра – Ся). Оценены производные линейных характеристик – ядерно-цитоплазматический коэффициент (ЯЦК), отражающий уровень метаболических процессов в клетках в различных условиях их жизнедеятельности (Леонтьук и др., 1981). Проанализированы плотность нейронов и глиоцитов на единицу фиксированной площади (1 мм^2); глио-нейрональные индексы (число клеток сателлитной и свободной глии на один нейронцит). Подсчитывали число нейронов с разной степенью хромофилии цитоплазмы: нор-

мохромные, гипохромные и гиперхромные (Лютикова, 1980). На препаратах окрашенных амидочерным 10 Б, с помощью микроскопа Zeiss Axioskop со встроенной видеокамерой и прилагаемым программным обеспечением, количественными методами исследованы субпопуляции нейронов и глиоцитов VI слоя среднего мозга амфибий, где определено суммарное содержание общих водонерастворимых белков, составляющих основу сухого веса клеточных структур. При изучении белкового обмена в нейронах показатели содержания белка в ядре (Мя) и цитоплазме (Мц) рассматриваются, как показатели функционального уровня, концентрация белка в ядре (Ся) и цитоплазме (Сц) – как показатели регуляторного уровня (Савоненко, 1994).

Вышеперечисленные параметры, как по отдельности, так и в комплексе достаточно полно отражают функциональное состояние и компенсаторные реакции клетки и клеточной популяции (Островская, 2004). Полученные результаты обработаны с использованием непараметрического критерия Манна-Уитни (Малета и Тарасов, 1992) и программы «Micromed Statistica 6.0».

В VI слое среднего мозга показатели профильного поля площади тела нервных клеток в среднем варьируют от 14,8 мкм² у особей группы 1 до 20,7 мкм² у особей группы 2 (табл. 1). Показатели площади профильного поля цитоплазмы у серой жабы в группе 2 в среднем составили 7,4 мкм², а у особей из другого биотопа (группа 1) они были ниже в 1,2 раза (в среднем 6,0 мкм²). Нейроны данного слоя являются кариохромными (Ся > Сц), средняя площадь ядер у особей серой жабы разных биотопов варьирует от 8,9 мкм² до 13,1 мкм². В этом слое сЯЦК клеток составило от 1,6 у жаб первой группы и 1,7 у жаб второй группы, т.е. Ся во всех нейронах превышает Сц в 1,5-1,8 раз (табл. 1).

Таблица 1

Сравнительные морфологические характеристики нейронных популяций VI слоя среднего мозга серой жабы (*Bufo bufo*)

Показатель Me [25; 75]	1 группа	2 группа
	Линейные параметры нейронов (мкм ²)	
Ст	14,8 [13,0; 17,7]	20,7 [17,4; 23,6]*
Ся	8,9 [7,9; 11,3]	13,1 [10,7; 15,4]*
Сц	6,0 [5,2; 6,6]	7,4 [6,5; 8,2]*
сЯЦК	1,6 [1,5; 1,7]	1,7 [1,6; 2,0]*
Показатели системы «нейрон-глия» (1 мм ²)		
ρ нейронов	9143,9 [8312,6; 9698,1]	8617,4 [7943,2; 9421,0]*
ρ глии своб.	3879,2 [3325,1; 4433,4]	2770,9 [2216,7; 3325,1]*
ρ глии сат.	2493,8 [2216,7; 2770,9]	1939,6 [1662,5; 2216,7]*
ГНИ своб.	0,4 [0,4; 0,5]	0,3 [0,3; 0,3]*
ГНИ сат.	0,3 [0,3; 0,3]	0,2 [0,2; 0,3]*
Оценка хромотофильной субстанции нейронов VI слоя		
нормохромные	61,9 [60,0; 66,7]	63,5 [57,1; 69,4]
гиперхромные	22,9 [20,6; 24,2]	20,8 [17,5; 26,7]
гипохромные	15,0 [12,9; 16,7]	14,6 [11,8; 17,5]
Состояние фонда общих водонерастворимых белков в нейронных популяциях VI слоя		
Сц	0,5 [0,5; 0,6]	0,5 [0,5; 0,5]*
Ся	0,2 [0,2; 0,3]	0,2 [0,2; 0,3]
рЯЦК	0,5 [0,4; 0,6]	0,5 [0,4; 0,6]
Мц	3,1 [2,6; 3,6]	3,6 [3,1; 4,0]*
Мя	2,4 [1,6; 3,2]	2,7 [2,0; 3,6]*
фЯЦК	0,7 [0,6; 1,0]	0,8 [0,6; 1,0]

Примечание: площадь профильного поля тела нервной клетки – Ст; цитоплазмы – Сц и ядра – Ся; сЯЦК – структурный ядерно-цитоплазматический коэффициент; ρ – плотность; своб. – свободная глиа; сат. – сателлитарная глиа; ГНИ – глио-нейрональный индекс; Ся – концентрация общих водонерастворимых белков в ядре; Сц – концентрация общих водонерастворимых белков в цитоплазме; рЯЦК – регуляторный ЯЦК (Ся/Сц); Мя – содержание общих водонерастворимых белков в ядре; Мц – содержание общих водонерастворимых белков в цитоплазме; фЯЦК – функциональный ЯЦК (Мя/Мц); * – различия достоверны (критерий Манна-Уитни, p < 0,05).

Показатели плотности нейронов в VI слое среднего мозга у жаб группы 1 выше, чем жаб группы 2 в 1,1 раза. Плотность свободных (в среднем 3879,2 на мм²) и сателлитных глиоцитов (2493,8) в данном слое преобладает в среднем мозге VI слое у жаб группы 1, что указывает на более интенсивный процесс пролиферативных процессов. Глио-нейрональный индекс (ГНИ) в системе «нейрон – свободный глиоцит» в нейрональных популяциях у жаб группы 1 в 1,3 раза выше, чем у жаб группы 2. В системе «нейрон - сателлитный глиоцит» этот показатель также преобладал в исследуемых популяциях среднего мозга жаб группы 1 в 1,5 раз по сравнению с особями группы 2 (табл. 1), что свидетельствует об усилении интенсивности пролиферации глиальных клеток, обеспечивающих нейроны питательными веществами и восстанавливающих и усиливающих их функциональные способности.

При сравнении глио-нейрональных популяций *B. bufo* из двух биотопов, следует обратить внимание на то, что вариабельность плотности распределения нервных клеток VI слоя среднего мозга следует связать с разницей линейных параметров нервных клеток. Площадь профильных полей тела, цитоплазмы и ядра нейроцитов в биотопе 1 меньше, чем в биотопе 2. Плотность более мелких нейроцитов в среднем мозге выше в биотопе 1.

Следовательно, в VI слое среднего мозга *B. bufo* из биотопа 1 нейроциты имеют более низкие линейные параметры с более высокой плотностью глиоцитов, что обеспечивает оптимальную регуляторную деятельность интегративной системы серой жабы в условиях существования данного биотопа.

В популяциях нейронов VI слоя, по оценке хромотофильной субстанции у особей серой жабы из сравниваемых биотопов 1 и 2 наблюдается однонаправленная вариабельность распределения тигроидного вещества в цитоплазме нейронов: преобладал нормохромный тип клеток, на фоне которых чаще встречались темные – гиперхромные и реже, светлые – гипохромные нейроны. Диапазон разброса нейрональной популяции по анализируемому показателю отражает процесс приспособления животных к условиям среды на клеточном уровне за счет изменения интенсивности функционирования белоксинтезирующей системы (табл. 1).

У серой жабы в группах 1 и 2 средние значения концентрации белков в цитоплазме нейронов (Сц) превышают значения в ядре (Ся) в 2,5 раза. Значения рЯЦК жаб обоих биотопов имеет идентичные значения и достоверно не различается. Содержание общих водонерастворимых белков в цитоплазме (Мц) превышает содержание общих водонерастворимых белков в ядре (Мя) в 1,3 раза. Повышение значений показателей Мц и Мя у особей из группы 2 свидетельствуют о увеличении содержания белков в цитоплазме и ядрах клеток и повышении функциональной активности нейронов данного слоя у особей из этой группы. Значения фЯЦК у жаб изучаемых групп достоверно не различается (табл. 1).

Анализируя полученные данные о морфоцитохимическом состоянии клеток VI слоя среднего мозга земноводных, обитающих на территориях с низким и повышенным уровнем загрязнения, можно сделать вывод о наличии целого ряда компенсаторно-приспособительных реакций со стороны нейро-глиальных популяций, в ответ на негативное воздействие факторов среды.

В клеточных популяциях VI слоя *B. bufo* группы 1, обитающих на территории с повышенным уровнем загрязнения, наблюдается достоверное снижение линейных параметров нервных клеток, увеличение плотности распределения нейронов, свободных и сателлитных глиоцитов, и снижение содержания в цитоплазме и ядрах нейронов общих водонерастворимых белков. Данные изменения свидетельствуют о протекании адаптивных перестроек в изучаемых клеточных популяциях, и направлены на поддержание гомеостаза в конкретных условиях обитания амфибий.

Таким образом, полученные сочетания типовых форм адаптационных перестроек, происходящие на уровне клеточных популяций структур ЦНС земноводных, в ответ на воздействия факторов среды, дают возможность оценить пластичность структур мозга земноводных, обеспечивающих поддержание относительного динамического равновесия организмов этого вида в условиях испытываемых воздействий на урбанизированных территориях.

Список литературы

1. *Вершинин В.Л.* Биота урбанизированных территорий. Екатеринбург, 2007. 73 с.
2. *Викторов И.В.* Окраска нервной ткани забуференным раствором кризилового фиолетового прочного // Современные методы морфологических исследований мозга. М.: изд. Ин-та мозга, 1969. С 5–7.
3. Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае за 2007 год» / М-во природ. ресурсов и лесн. комплекса адм. Краснояр. края, Енисейс. упр. Федерал. службы по экол., технол. и атом. надзору, Упр. Федерал. службы по надзору в сфере природопользования по Краснояр. краю ; [общ. рук. Д. В. Варфоломеев ; науч. рук.: И. В. Варфоломеев, Ю. М. Мальцев]. Красноярск: 2008. 266 с.
4. *Карпин В.А.* Биологическая система: интеграция приспособительных процессов // Философия науки. 2005. № 3 (26). С. 127–140.
5. *Кукуев Л.А.* Структура двигательного анализатора. Л.; Медицина, 1968, 279 с.
6. *Леонтьук А.С., Леонтьук Л.А., Сыкало А.И.* Информационный анализ в морфологических исследованиях. Минск: Наука и техника, 1981. 160 с.
7. *Луппа Х.* Основы гистохимии. Пер. с нем. М.: Мир, 1980. 343 с.
8. *Лютикова Т.М.* Дополнение к анализу состояния нейронов при экспериментальных интоксикациях // Тез. докл. обл. научн.- практ. конф. по изобрет. и рационализации в медицине. Омск, 1980. С. 43–44.
9. *Малета Ю.С., Тарасов В.В.* Непараметрические методы статистического анализа в биологии и медицине. М.: МГУ, 1992. 178 с.
10. *Орлянская Т.Я., Ильченко А.В., Трубина Н.И., Христова Ю.Ю.* Пластичность нейронных популяций переднего мозга у молодых животных при экзогенном воздействии // Омский научный вестник, 2006. № 3 (37), ч I. С. 80–83.
11. *Островская Т. И.* Информационный и корреляционный анализ организации клеточных популяций закладки коры лобной доли в онтогенезе человека // Фундаментальные проблемы морфологии. Минск: БГМУ, 2004. С. 84–86.
12. *Савоненко А.В.* Экспериментальное изучение психического влечения к алкоголю у крыс линии Вистар и некоторые цитохимические корреляты этого состояния: Дис. .канд. биол. наук. М.: МГУ, 1994. 155 с.
13. *Kemali M., Breitenberg V.* Atlas of the forg brain // Berlin: Springer Verl., 1969. 284 p.

**ОЦЕНКА ОПЛОДОТВОРЯЮЩЕЙ СПОСОБНОСТИ СПЕРМАТОЗОИДОВ
У ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ, *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771)
В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННО-ИЗМЕНЕННЫХ ЛАНДШАФТОВ**

Е.А. Байтиминова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия

bay@ipae.uran.ru

**THE ASSESSMENT OF IMPREGNATING SPERMATOZOID CAPACITY
IN MARSH FROG, *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771)
IN ANTHROPOGENICALLY MODIFIED LANDSCAPES**

E.A. Baytimirova

Institute of Plant and Animal Ecology of the RAS, Ekateriburg, Russia

В последнее время в литературе большое внимание уделяется влиянию на амфибий веществ, вызывающих эндокринный дисбаланс, что, в свою очередь, может привести к отклонениям в половом развитии и появлению интерсексуальных особей, характеризующихся одновременным присутствием женских и мужских признаков (Никитин, 2008).

Химические вещества, для которых характерны гормоноподобные свойства, позволяющие им взаимодействовать с рецепторами к половым стероидам и модулировать их действия на ткани – мишени, получили название «эндокринные деструкторы» (Endocrine disruptors) (Никитин, 2008). Способность связываться со специфическими рецепторами половых стероидов у этих соединений обусловлена тем, что подобно стероидным гормонам, многие из них по своей структуре являются фенолами или содержат «эквивалент фенола». Многие из них характеризуются высокой устойчивостью к химической, физической и фотодеградациии, поэтому они десятилетиями сохраняются в окружающей среде.

У низших позвоночных, как и у млекопитающих, основным регулятором генеративной функции является эстрадиол и подобные ему соединения. Один из распространенных на сегодняшний день гербицидов – атразин, как и другие гормональные деструкторы, содержит «эквивалент фенола» и тем самым может модулировать в организме животных действие эстрадиола. Свидетельством подобного действия атразина стали многочисленные публикации о ненормальном сексуальном развитии при воздействии сельскохозяйственных гербицидов. При этом в литературе преобладают данные о присутствии ооцитов в ткани семенника (Reeder et al., 1998; Hayes et al., 2003; Hecker et al., 2004; Smith et al., 2005; Murphy et al., 2006; McDaniel et al., 2008; Du Preez et al., 2009). В целом в список веществ с возможными гормоноподобными свойствами входит более двух тысяч наименований различных органических соединений. Из недавних работ, посвященных этой проблеме, особый интерес представляют исследования ученых из Йельского университета (США) на зеленых лягушках (*Rana clamitans* Latreille, 1801), которые уделили особое внимание тщательному выбору, картированию и типизации водно-болотных угодий для сбора амфибий. Авторами было проведено изучение гистологической структуры семенников амфибий на предмет обнаружения в их ткани ооцитов. В работе показано, что частота встречаемости ооцитов в семенниках амфибий в пригородных и городских районах значительно выше по сравнению с сельскохозяйственными районами и районами без промышленной и сельскохозяйственной нагрузки (Skelly et al., 2010).

Одним из основных показателей оплодотворяющей способности сперматозоидов является размер головки. Вариабельность сперматозоидов по величине головки связана с различным содержанием в них ДНК, определяющим степень зрелости сперматозоидов (конденсация, упаковка хроматина) (Мамина и Жигальский, 2006). В настоящее

время активно изучается влияние структурной организации хроматина в сперматозоидах и процесса его упаковки на способность сперматозоида к оплодотворению (Дедов и др., 2010; Арифалин, 2012; Багиров и др., 2012). В частности показано, что реорганизация мужского генома, активация и экспрессия отцовских генов после оплодотворения и на ранних стадиях эмбриогенеза зависят от их структурной организации и пространственной упаковки в сперматозоиде (Мудрак, 2006). Следовательно, дегенеративные процессы в семенных канальцах, обусловленные действием повреждающих факторов, в том числе и эндокринных деструкторов, могут привести к формированию патологических и атипичных полиморфных сперматозоидов, которые не способны участвовать в оплодотворении.

Причиной проведения данного анализа послужила поимка в 2012 г. на территории ЦПКиО (Центральный парк культуры и отдыха) г. Екатеринбург особи озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus*), которая внешне выглядела как самец (наблюдались брачные мозоли), а при вскрытии обнаружили признаки гермафродитизма: в организме животного одновременно присутствовали и семенник, и яичник.

Поскольку ранее особей с признаками гермафродитизма в отловах не встречали, была проведена оценка оплодотворяющей способности сперматозоидов и гистологическое изучение семенников с целью обнаружения ооцитов у *P. ridibundus* в условиях антропогенно-измененных ландшафтов указанной территории.

На мазковых (окраска азур-эозином по Романовскому) и гистологических (окраска гематоксилин-эозином) препаратах семенника *P. ridibundus* было проведено измерение и сравнительный анализ площадей головок сперматозоидов. На серийных срезах семенников животных проведено микроскопическое (увеличение 10x10; 40x10) исследование относительно присутствия ооцитов в ткани семенников. При анализе изменчивости площади головки сперматозоидов у *P. ridibundus* был использован однофакторный дисперсионный анализ.

В работе исследовали половозрелых самцов (всего 27 животных), отловленных в двух местообитаниях на территории г. Екатеринбург с разным уровнем антропогенной нагрузки (ЦПКиО и лесопарк Калиновские разрезы) и на территории г. Нижний Тагил (р. Малая Кушва). Согласно ландшафтной типизации В.Л. Вершинина (Вершинин и др., 2006), а также проведенным ранее исследованиям по гидрохимии изучаемых водоемов в г. Екатеринбург, район ЦПКиО был отнесен к зоне малоэтажной застройки; лесопарк Калиновские разрезы к лесопарковой зоне. В градиенте урбанизации отмечено увеличение общей минерализации, содержания хлорид и сульфат ионов, повышение эвтрофикации водоемов, изменение *pH* среды с кислой на нейтральную (Вершинин и др., 2006). Вода в р. Малая Кушва, которая протекает по территории г. Нижний Тагил, относится к чрезвычайно грязным. Река предоставлена Министерством природных ресурсов Свердловской области в пользование Нижнетагильскому металлургическому комбинату (превышение ПДК по нефтепродуктам в 12 раз, по фенолам – до 5 раз, по марганцу – в 3 раза) (Петрова, 2011). Поступающие в реку нагретые сточные воды формируют тепловое загрязнение реки.

При морфометрическом исследовании сперматозоидов *P. ridibundus* на мазковых препаратах установлено, что размер головки сперматозоида варьирует от 20,1 до 68,1 мкм². Головки сперматозоидов у животных, населяющих лесопарк, статистически значимо больше в сравнении с другими изучаемыми районами. Наименьшая площадь головок отмечена в районе поимки гермафродитной особи – ЦПКиО (Рис. 1).

При изучении гистологической структуры семенников животных ооциты были обнаружены только в ткани семенника гермафродита. При этом ооциты обнаруживались только в верхней части семенника. Наряду с присутствием ооцитов, в этой части органа отсутствовали семенные канальцы, содержащие сперматозоиды.

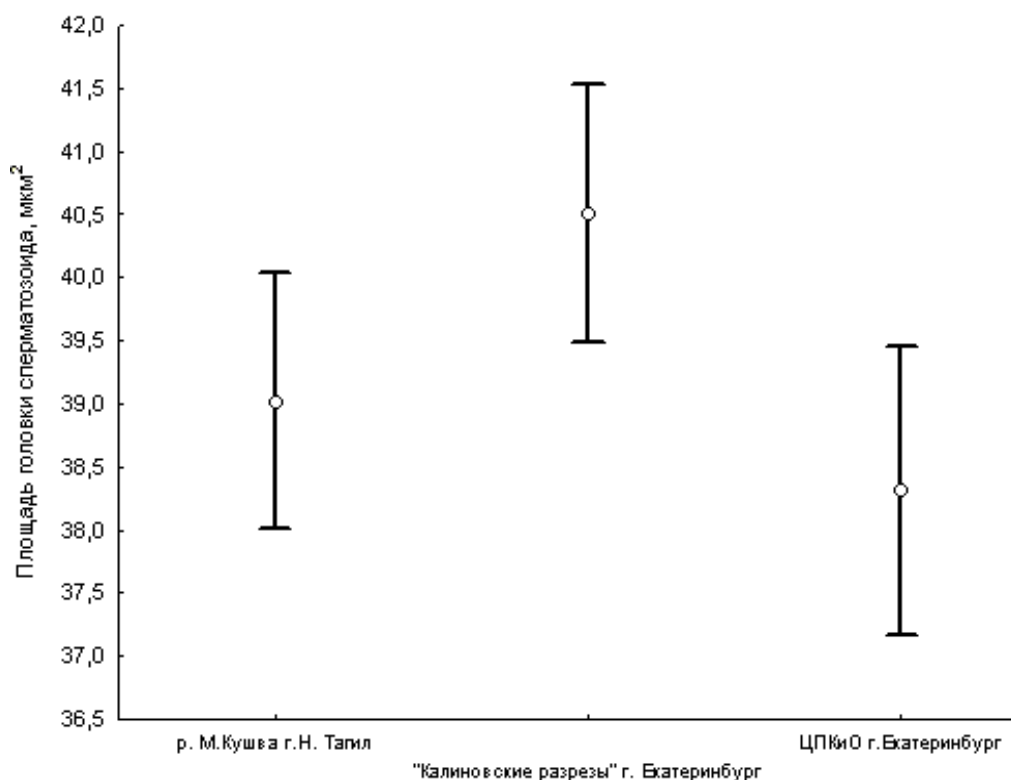


Рис. 1. Площадь головки сперматозоида озёрной лягушки (средние \pm 0.95 доверительный интервал), $F(2, 514) = 4.25$, ($p = 0.01$)

На срединных срезах органа присутствия ооцитов в ткани семенника не наблюдалось. Семенные каналы содержали все типы клеток, включая сперматозоиды. В ткани других половозрелых самцов, отловленных на территории ЦПКиО, ооцитов обнаружено не было.

Нами была предпринята попытка оценки площадей головок сперматозоидов у гермафродита. Поскольку мазковый препарат семенника гермафродита отсутствовал ввиду использования органа для изготовления гистологических срезов, измерения головок сперматозоидов были проведены на срединных срезах органа. Для сравнительного анализа было проведено измерение площадей головок сперматозоидов на гистологических срезах семенников и у нормальных самцов. Данные представлены в таблице 1.

Таблица 1

Площадь головки сперматозоида озёрной лягушки

Пол (вид микропрепарата)	N, экз.	Площадь головки сперматозоида (мкм ²) среднее \pm стандартная ошибка	Минимальное значение (мкм ²)	Максимальное значение (мкм ²)
Гермафродит (гистологический срез)	1	17,35 \pm 0,44	10,78	23,84
Половозрелый самец (гистологический срез)	24	20,5 \pm 0,34	15,19	42,3
Половозрелый самец (мазок семенника)	16	38,3 \pm 0,44	28,76	68,09

При морфометрическом исследовании сперматозоидов на гистологических срезах органа установлено, что размер головки сперматозоида варьирует от 15,19 до 42,3 мкм². При сравнении значений площадей головок сперматозоидов нормальных самцов, полученных на мазковых препаратах с результатами измерений головок на гистологических срезах с помощью однофакторного дисперсионного анализа, показано, что площади головок, измеренных на мазковых препаратах, значимо больше ($F(1, 247) = 895,28$,

$p < 0,01$). Вероятно, это связано с особенностями изменения тканей органа в процессе гистологической проводки. Таким образом, результаты свидетельствуют о невозможности сравнения данных, полученных на срезах органа, со значениями, полученными на мазковых препаратах семенника.

Вместе с тем сравнительный анализ площадей головок сперматозоидов у нормальных самцов и гермафродита показал значимые различия. Площади головок сперматозоидов гермафродита меньше по сравнению с нормальными самцами (табл. 1; $F(1, 151) = 29,360$, $p < 0,01$).

Наличие атипичных полиморфных спермиев, как правило, является результатом хромосомных аббераций при клеточной дифференциации в семеннике. Дегенеративные изменения в герминативном отделе семенника вызывают элиминацию и дегенерацию хромосом, в результате чего образуются олигопиренные сперматозоиды, т.е. сперматозоиды с недостаточным содержанием хроматина (с малым размером головки). Причиной появления подобных сперматозоидов может быть нарушения деления сперматоцитов в семеннике, которое приводит к образованию многоядерных клеток (Мамина и Жигальский, 2006).

Одной из наиболее вероятных причин, ведущих к нарушениям в упаковке хроматина спермиев, считаются не генетические изменения, а нарушения сперматогенеза в результате каких-либо патологических процессов или неблагоприятных воздействий окружающей среды (Воробьева и др., 1998).

По-видимому, размер головок сперматозоидов у озерной лягушки можно отнести к достаточно чувствительным к неблагоприятному воздействию параметрам.

Одной из вероятных причин появления гермафродитной особи озерной лягушки на территории ЦПКиО является загрязнение нерестового водоема легкоокисляемыми органическими веществами, обладающими гормоноподобными свойствами, и это требует проведения дополнительных исследований.

Список литературы

1. Арифудин Е.А. Структурная организация нуклеопротаминового хроматина в сперматозоидах человека: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2012. 24 с.
2. Багиров В.А., Кононов В.П., Иолчиев Б.А., Кленовицкий П.М., Эрнст Л.К. Фертильность сперматозоидов и состояние хроматина: методы контроля // Сельскохозяйственная биология, 2012. № 2. С. 3–13.
3. Воробьева О.А., Леонтьева О.А., Семенова Е.В., Филатов М.В. Влияние аномальной организации хроматина сперматозоидов на развитие эмбрионов человека // Проблемы репродукции, 1998. № 1. С. 14–18.
4. Дедов И.И., Макарова Н.П., Витязева И.И., Боголюбов С.В. Морфологические структуры сперматозоида, влияющие на эффективность оплодотворения методом ИКСИ (клиническая лекция) // Проблемы репродукции, 2010. № 3. С. 64–67.
5. Вершинин В.Л., Середюк С.Д., Черноусова Н.Ф., Толкачев О.В., Силс Е.А. Пути адаптациогенеза наземной фауны к условиям техногенных ландшафтов. Екатеринбург: УрО РАН, Банк культурной информации, 2006. 182 с.
6. Мамина В.П., Жигальский О.А. Оценка оплодотворяющей способности сперматозоидов у рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на разных фазах динамики численности // Успехи современной биологии, 2006. Т. 126. № 4. С. 413–420.
7. Мудрак О.С. Архитектура хромосом в ядре сперматозоида человека: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 2006. 24 с.
8. Никитин А.И. Вредные факторы среды и репродуктивная система человека (ответственность перед будущими поколениями). СПб.: ЭЛБИ-СПб, 2008. 237с.

9. Петрова И. Хотим знать, чем дышим // Тагильский рабочий: ежедневная городская общественно-политическая газета 2011. Дата обновления: 12.07.2011. URL: <http://tagilka.umiks.su> (дата обращения: 10.11.2011).

10. Du Preez L.H., Kunene N., Hanner R., Giesy J.P., Solomon K.R., Hosmer A., Van der Kraak G.J. Population-specific incidence of testicular ovarian follicles in *Xenopus laevis* from South Africa: A potential issue in endocrine testing // *Aquatic Toxicology*, 2009. № 95. P. 10–16.

11. Hayes T., Haston K., Tsui M., Hoang A., Haefele C., Vonk A. Atrazine-induced hermaphroditism at 0.1 ppb in American leopard frogs (*Rana pipiens*): Laboratory and field evidence // *Environmental Health Perspectives*, 2003. V. 111. P. 568–575.

12. Hecker M., Giesy J.P., Jones P.D., Jooste A.M., Carr J.A., Solomon K.R., Smith E.E., Van Der Kraak G., Kendall R.J., du Preez L. Plasma sex steroid concentrations and gonadal aromatase activities in African clawed frogs (*Xenopus laevis*) from South Africa // *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2004. № 23. P. 1996–2007.

13. McDaniel T.V., Martin P.A., Struger J., Sherry J., Marvin C.H., McMaster M.E., Clarence S., Tetreault G. Potential endocrine disruption of sexual development in free ranging male northern leopard frogs (*Rana pipiens*) and green frogs (*Rana clamitans*) from areas of intensive row crop agriculture // *Aquatic Toxicology*, 2008. № 88. P. 230–242.

14. Murphy M.B., Hecker M., Coady K.K., Tompsett A.R., Higley E.B., Jones P.D., Du Preez L.H., Solomon K.R., Carr J.A., Smith E.E., Kendall R.J., Van Der Kraak G., Giesy J.P. Plasma steroid hormone concentrations, aromatase activities and GSI in ranid frogs collected from agricultural and non-agricultural sites in Michigan (USA) // *Aquatic Toxicology*, 2006. № 77. P.153–166.

15. Reeder A.L., Foley G.L., Nichols D.K., Hansen L.G., Wikoff B., Faeh S., Eisold J., Wheeler M.B., Warner R., Murphy J.E., Beasley V.R. Forms and prevalence of intersexuality and effects of environmental contaminants on sexuality in cricket frogs (*Acris crepitans*) // *Environmental Health Perspectives*, 1998. № 106. P. 261–266.

16. Skelly D.K., Susan R. Bolden & Kirstin B. Dion. Intersex Frogs Concentrated in Suburban and Urban Landscapes / *EcoHealth*, 2010. V. 7.1.3. P. 374–379.

17. Smith E.E., Du Preez L.H., Gentles A., Solomon K.R., Tandler B., Carr J.A., Van der Kraak G.L., Kendall R.J., Giesy J.P., Gross T.S. Assessment of laryngeal muscle and testicular cell types in *Xenopus laevis* (Anura Pipidae) inhabiting maize and non-maize growing areas of South Africa // *African Journal of Herpetology*, 2005. № 54. P.69–76.

АМФИБИИ БОБРОВЫХ ПРУДОВ

И.В. Башинский

Институт проблем экологии и эволюции им А.Н.Северцова РАН, Москва, Россия
ivbash@mail.ru

AMPHIBIANS OF BEAVER PONDS

I.V. Bashinskiy

A.N. Severtsov Institute of ecology and evolution of the RAS, Moscow, Russia

Исследования воздействий деятельности бобров на водные экосистемы в последнее время являются заметным направлением экологической науки. Это обусловлено обширной реинтродукцией речного бобра (*Castor fiber*), проведенной в середине XX века, повсеместным ростом численности данного вида и освоением им множества новых местообитаний. Строительная и кормодобывающая деятельность бобров приводит к существенным изменениям в экосистемах – образуются новые ландшафтные единицы (бобровые пруды), меняется состав растительных сообществ, водный режим водоемов, состав сообществ гидробионтов, повышается гетерогенность среды.

Амфибии, являясь важной частью водных экосистем, одними из первых сталкиваются с последствиями вселения бобров. В целом, немногочисленные исследования этой темы подтверждают, что деятельность бобров благоприятно влияет на амфибий. В результате запруживания водотоков увеличивается разнообразие местообитаний, образуются пригодные для размножения амфибий стоячие и малопроточные водоемы. Увеличивается видовое богатство амфибий, биомасса, а также повышается продукция. Наиболее серьезные исследования по данной теме (Russel et al., 1999; Stevens et al., 2006; Cunningham et al., 2007; Karraker and Gibbs, 2009) проходили в Северной Америке и были посвящены канадскому бобру и североамериканским видам амфибий.

Из европейских работ стоит отметить немецких исследователей (Dalbeck et al., 2007; Dalbeck and Weinberg, 2009) и работы, проведенные в Литве (Balčiauskas et al., 2001). Однако, несмотря на схожесть многих выводов из разных работ, подобные исследования остаются довольно разрозненными и несравнимыми. Не выработаны общие методики и подходы к практическим исследованиям, не сформировался общий взгляд на процесс воздействия бобров на амфибий, поскольку каждая работа, по сути, рассматривает частный случай. В России изучение амфибий в бобровых местообитаниях начато нами в 2004 г. (Башинский, 2009, 2012). Помимо основной цели – изучения экологических механизмов воздействия бобров и оценки последствий подобных воздействий для амфибий, перед нашими исследованиями стоят задачи поиска и унификации подходящих методик (изучение трех стадий размножения, сравнение участков долины), а также географического расширения области исследований.

Результаты нашей работы охватывают исследования в период с 2004 по 2013 г. Исследования проводились в долинах малых рек заповедников Рдейский (Новгородская область), Приокско-Тerrasный (Московская область) и Приволжская лесостепь (Пензенская область). Бобры заселяли данные территории в разные периоды – в конце 1940-х Приокско-Тerrasный заповедник, в 1970-е – Рдейский заповедник и Приволжскую лесостепь. Некоторые степные водотоки в Пензенской области начали заселяться бобрами лишь в последние годы.

Нами обследовано в общей сложности 45 бобровых поселений в долинах 14 малых рек. В пределах бобровых поселений мы описывали 50-метровые отрезки долины, в пределах которых проводились исследования подходящих для размножения и обитания амфибий местообитаний. Исследования проводились в весеннее и летнее время, по стандартным методикам (Динесман и Калецкая, 1952; Гаранин и Панченко, 1987; Хейер

и др., 2003) – маршрутные учеты, подсчет кладок, учеты головастика с помощью обловов сачком. Также проводились учеты сеголетков после выхода из водоемов по завершении метаморфоза.

Все бобровые местообитания в долинах малых рек условно делятся на три типа – затопленные пруды, в которых бобровые плотины держат стабильный уровень воды; спущенные пруды, где плотина размывта и вода сохраняется в пойменных водоемах; и местообитания без бобров, в которых их деятельность отсутствует или не оказывает никакого воздействия на экосистемы. В пределах пятидесятиметровых отрезков долин малых рек представлены до 16 подходящих для размножения амфибий местообитаний в бобровых прудах (сам пруд, заводи, затопленные луговины, бобровые каналы), до 20 – в спущенных прудах (пойменные лужи, углубленные бобрами старицы, бобровые каналы, русловые заводи), и до 10 – на участках без бобров (старицы, русловые заводи). Важно отметить, что количество местообитаний в целом по долине зависит от изначального рельефа, но во всех обследованных долинах малых рек воздействие бобров повышало разнообразие местообитаний. Бобровые местообитания не являются стабильными, и в течение года могут происходить изменения. Когда бобры покидают пруд, некоторое время плотина продолжает держать уровень воды, однако постепенно она размывается, и поселение переходит в разряд спущенного. Позже бобры могут возвращаться в данные местообитания и восстанавливать плотины.

За время исследований в бобровых прудах обнаружено 7 видов амфибий (Табл. 1). Еще два вида обнаружены в естественных стоячих водоемах заповедников.

Таблица 1

Виды амфибий, представленные в бобровых местообитаниях малых рек

Условные обозначения: Рд – Рдейский заповедник; ПТЗ – Приокско-Террасный; ПЛ (л) – лесные участки заповедника Приволжская лесостепь; ПЛ (л-с) – лесостепные участки заповедника Приволжская лесостепь; *L.v.* – *Lissotriton vulgaris*; *T.c.* – *Triturus cristatus*; *B.b.* – *Bombina bombina*; *P.f.* – *Pelobates fuscus*; *Bf.bf.* – *Bufo bufo*; *Bf.v.* – *Bufo viridis*; *R.t.* – *Rana temporaria*; *R.a.* – *Rana arvalis*; *P.e.c.* – *Pelophylax esculentus* complex: ¹ – *P. lessonae*; ² – *P. ridibundus*; скобками обозначены размножающиеся виды

Тип местообитаний	Заповедники	<i>L.v.</i>	<i>T.c.</i>	<i>B.b.</i>	<i>P.f.</i>	<i>Bf.bf.</i>	<i>Bf.v.</i>	<i>R.t.</i>	<i>R.a.</i>	<i>P.e.c.</i>
Затопленные бобровые пруды	Рд	–	–	–	–	(+)	–	(+)	(+)	–
	ПТЗ	+	–	–	–	(+)	–	(+)	(+)	(+) ¹
	ПЛ (л)	–	–	–	–	–	–	–	(+)	(+) ²
	ПЛ (л-с)	–	–	–	–	–	–	–	+	+ ¹
Спущенные бобровые пруды	Рд	(+)	–	–	–	(+)	–	(+)	(+)	–
	ПТЗ	+	+	–	–	–	–	(+)	(+)	–
	ПЛ (л)	–	–	–	–	–	–	–	–	(+) ²
	ПЛ (л-с)	–	–	–	–	–	–	–	–	+ ¹
Участки малых рек без воздействия бобров	Рд	–	–	–	–	–	–	(+)	(+)	–
	ПТЗ	–	–	–	–	–	–	+	+	+ ¹
	ПЛ (л)	–	–	–	–	–	–	–	+	–
	ПЛ (л-с)	–	–	–	–	–	–	–	+	+ ¹
Естественные стоячие водоемы	Рд	–	(+)	–	–	–	–	(+)	(+)	(+) ¹
	ПТЗ	–	–	(+)	–	(+)	–	(+)	(+)	(+) ¹
	ПЛ (л)	(+)	–	–	–	–	–	–	(+)	+ ²
	ПЛ (л-с)	–	–	(+)	(+)	–	–	–	(+)	(+) ¹
Водоемы с антропогенно-бобровым воздействием	Рд	–	–	–	–	–	–	(+)	(+)	(+) ¹
	ПТЗ	–	–	–	–	(+)	–	(+)	(+)	(+) ¹
	ПЛ (л)	–	–	–	–	–	–	–	(+)	(+) ¹
	ПЛ (л-с)	–	–	–	–	–	(+)	–	(+)	(+) ¹

Активное использование бобровых прудов для размножения обнаружено для четырех видов. Основными местами размножения бурых лягушек (*Rana arvalis* и *R. temporaria*) являются мелководья затопленных прудов (затопленные луговины, массивы

плавающей растительности). Также лягушки массово нерестятся в крупных старицах на участках без влияния деятельности бобров (до 30–40 кладок) и в спущенных бобровых прудах (более 100 кладок). Серая жаба (*Bufo bufo*) в основном предпочитает для нереста крупные затопленные пруды, а также широкие старицы и рукава рек в спущенных прудах, где высокий уровень воды сохраняется даже после ухода бобров. Прудовые лягушки (*Pelophylax lessonae*) встречаются в основном в крупных бобровых прудах на окраинах лугов.

Основными факторами воздействия бобров на амфибий являются изменения бобрами режима освещенности и водного режима. Снятие бобрами древесного покрова приводит к лучшей прогреваемости водоемов весной, что повышает привлекательность местообитаний для нереста. Изменение водного режима приводит к возникновению новых водных объектов и повышению разнообразия местообитаний, что также благоприятно сказывается на размножении амфибий и успешном завершении метаморфоза.

Однако характер влияния зависит от продолжительности существования популяций бобров в водных экосистемах, степени изменения ими долин и от связанной с этим стабильности местообитаний. Так, в Приокско-Террасном заповеднике, где бобровая популяция имеет возраст более 50 лет, вся долина малой реки Таденки представляет собой бобровые местообитания разной степени сохранности; пойма реки изрыта многочисленными каналами; сохранилось большое количество валов старых плотин. Это позволяет сохраняться большому количеству пойменных водоемов даже после ухода бобров. Каскады плотин не дают размываться в паводки брошенным крупным прудам, которые наиболее активно используются для размножения амфибиями. Поэтому здесь отмечен наиболее существенный эффект деятельности бобров на амфибий. Амфибии в долине реки размножаются исключительно в бобровых местообитаниях, в спущенных прудах кладки икры единичны, случается гибель икры от высыхания. В целом по долине увеличилось видовое разнообразие амфибий – появилась прудовая лягушка, в несколько раз увеличилась доля остромордой лягушки в лесных местообитаниях (Перешкольник и Леонтьева, 1989).

На территории Рдейского заповедника бобровая популяция моложе, и в связи с тем, что бобровая популяция не достигла стабильности, бобры постоянно перемещаются в пределах долины, срок жизни поселений не превышает трех лет. Нестабильность поселений приводит к тому, что бобровые пруды весной могут представлять подходящее местообитание для нереста, а затем после ухода бобров, они высыхают, что приводит к массовой гибели икры (до 30–40 % кладок) и головастиков. В таких условиях наблюдается высокая численность и плотность головастиков в спущенных прудах (до 2500 экз./м²), однако, количество сеголетков (до 64 экз. на ловчую линию в сутки) на выходе после метаморфоза максимально в затопленных прудах, в которых бобры поддерживают постоянный высокий уровень воды.

На степных и лесостепных участках заповедника Приволжская лесостепь бобры начали заселять водотоки сравнительно недавно. Пруды имеют небольшие размеры, поселения насчитывают небольшое количество особей бобров, или же заселены молодыми одиночками. Бобры каждую весну покидают пруды, плотины промываются паводками, долины малых рек в весеннее время представляют собой водотоки, не пригодные для нереста амфибий, поэтому нам не удалось обнаружить размножения амфибий в бобровых местообитаниях в лесостепных экосистемах. Исключение составил небольшой спущенный пруд в степной балке на участке «Попереченская степь», где были обнаружены головастики остромордой лягушки (4 экз./м²), а также был зафиксирован нерест зеленой жабы. Однако данный водоем образован отчасти дорожной насыпью, поэтому на данный момент сложно судить, какова доля влияния бобров в изменении данного местообитания.

Таким образом, можно сделать следующие выводы: бобровые пруды в лесной зоне активно используются для размножения амфибиями; в лесостепных и степных ландшафтах бобровые пруды не столь привлекательны для нереста из-за того, что в большинстве своем размываются в весеннее время; значение бобровых местообитаний для амфибий определяется стабильностью и возрастом бобрового поселения; при долговременном воздействии бобров на долины рек могут происходить изменения в видовом составе амфибий и численности разных видов, однако, когда популяция молода и нестабильна, положительный эффект деятельности бобров на амфибий прослеживается не так явно, а в некоторых условиях могут наблюдаться негативные последствия.

Список литературы

1. *Башинский И.В.* Влияние средообразующей деятельности речного бобра (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) на население амфибий малых рек // Труды государственного природного заповедника «Рдейский», 2009. Вып. 1. С. 135–156.
2. *Башинский И.В.* Оценка влияния речного бобра на размножение амфибий в ПТЗ // Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника), 2012. С. 100–108.
3. *Гаранин В.И., Панченко И.М.* Методы изучения амфибий в заповедниках // Амфибии и рептилии заповедных территорий, 1987. С. 8–25.
4. *Динесман Л.Г., Калецкая М.Л.* Методы количественного учета амфибий и рептилий // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных, 1952. С. 329–341.
5. *Перешкольник С.Л., Леонтьева О.А.* Многолетние наблюдения за изменением герпетофауны Приокско-Террасного государственного заповедника // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области, 1989. С. 84–96.
6. *Хейер В.Р., Доннелли М.А., Мак Дайермид Р.В., Хэйек Л.-ЭС., Фостер М.С.* Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных. Пер. с англ. М.: Т-во научных изданий КМК, 2003. 380 с.
7. *Balciauskas L., Balciauskiene L., Trakimus G.* Beaver influence on amphibian breeding in the agrolandscape // The European Beaver in a new millennium. Proceedings of 2nd European Beaver Symposium, 2001. P. 105–112.
8. *Cunningham J.M., Calhoun A.J.K., Glanz W.E.* Pond-breeding amphibian species richness and habitat selection in a beaver-modified landscape // Journal of Wildlife Management, 2009. V. 71. P. 2517–2526.
9. *Dalbeck L., Luscher B., Ohlhof D.* Beaver ponds as habitat of amphibian communities in a central European highland // Amphibia-Reptilia, 2007. V. 28. P. 493–501.
10. *Dalbeck L., Weinberg K.* Artificial ponds: a substitute for natural Beaver ponds in a Central European Highland (Eifel, Germany)? // Hydrobiologia, 2009. V. 630. P. 49–62.
11. *Karraker N.E., Gibbs J.P.* Amphibian production in forested landscapes in relation to wetland hydroperiod: A case study of vernal pools and beaver ponds // Biological Conservation, 2009. V. 142. P. 2293–2302.
12. *Russel K.R., Moorman C.E., Edwards J.K., Metts B.S., and Guynn Jr D.C.* Amphibian and reptile communities associated with beaver (*Castor canadensis*) ponds and unpounded streams in the Piedmont of South Carolina // Journal of Freshwater Ecology, 1999. V. 14. P. 149–158.
13. *Stevens C.E., Paszkowski C.A., Scrimgeour G.J.* Older is better: beaver ponds on boreal streams as breeding habitat for the wood frog // The Journal of Wildlife Management, 2006. V. 70(5). P. 1360–1371.

МЕЖВИДОВЫЕ И ВНУТРИВИДОВЫЕ ИНТЕРСЕКСУАЛЬНЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ У СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ РОДА *DAREVSKIA*

Э.А. Галоян

Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова, Московский государственный университет
saxicola@mail.ru

INTERSEXUAL RELATIONS WITHIN AND AMONG SPECIES OF ROCK LIZARDS OF *DAREVSKIA* GENUS

E.A. Galoyan

Zoological Museum of Moscow University, Moscow, Russia

Общеизвестно, что плотность населения партеногенетических ящериц из рода *Darevskia* (даже в случае обитания в одном биотопе) обычно значительно выше, чем плотность населения обоеполых видов (Даревский, 1967; Трофимов, 1981; Галоян, 2010). Так как экологические требования у однополых и обоеполых видов скальных ящериц приблизительно одинаковы (Даревский, 1967), похоже, что у бисексуальных видов существуют социальные механизмы, ограничивающие верхние пределы плотности населения (Трофимов, 1981). Таким образом, задача настоящего исследования заключалась в сравнении социальных взаимоотношений у партеногенетических и бисексуальных видов.

За индивидуально мечеными особями (ящериц метили разноцветными бусинами по методике Целлариус и Целлариус 2001; Fisher and Muth, 1989) обоеполого вида (*D. brauneri*) в районе г. Новороссийск, в 7 км от мыса Малый Утриш (44°42'СШ, 37°28'ВД) мы наблюдали в течение 10 весенне-летних сезонов (май – июль) (Целлариус и Целлариус, 2001, 2005а, б; Целлариус, Целлариус и Галоян, 2008), что позволило выявить основные особенности поведения и характер использования пространства у скальных ящериц.

В ходе эксплуатационной активности (перемещение, фуражирование, баскинг) в пределах индивидуального пространства у каждой особи формируются зоны концентрации активности – зоны интенсивного использования и совсем небольшие центры активности, связанные маршрутами перемещений особи (Рис. 1). О взаимоотношениях между особями можно судить по тому, как пространственно соотносятся зоны интенсивного использования: их совпадение или широкое перекрывание свидетельствует о безразличии или взаимном тяготении особей, разобщение – об антагонизме. Некоторые самцы *D. brauneri* охраняют часть индивидуального участка от конспецификов своего пола. Патрульные маршруты таких территориальных самцов проходят через центры активности самок. С некоторыми самками возникают продолжительные (многолетние) аффилиативные связи, основанные на совместном баскинге и отдыхе в общих центрах активности. (Целлариус и Целлариус, 2005а, б). В зависимости от степени знакомства и характера взаимоотношений реакция самца на отказ от спаривания со стороны самки и сам характер спаривания может быть различным. Для нетерриториальных самцов в отношении всех самок, а также для территориальных самцов в отношении малознакомых самок характерна сексуальная агрессия. Между тем спаривание территориальных самцов со знакомыми самками всегда проходит в более мягкой форме, а реакция на отказ самки от спаривания – адекватна. Таким образом, территориальные самцы охраняют самок, обитающих на их территории, от приставаний со стороны других самцов (Целлариус и Целлариус, 2005а, б).

Хотя соотношение полов в изученном поселении приблизительно 1:1, самки испытывают недостаток территориальных самцов, обеспечивающих их спокойствие. Нехватка самцов как ресурса в данных условиях приводит к тому, что они становятся причиной конкурентных отношений, что подтверждает высокая агрессивность самок

по отношению друг к другу (в 35% контактов самки проявляли интрасексуальную агрессию). Чаще всего самки агрессивны по отношению к другим самкам, когда поблизости есть социальный партнер, либо в центрах активности, совпадающих с центрами активности этого партнера.

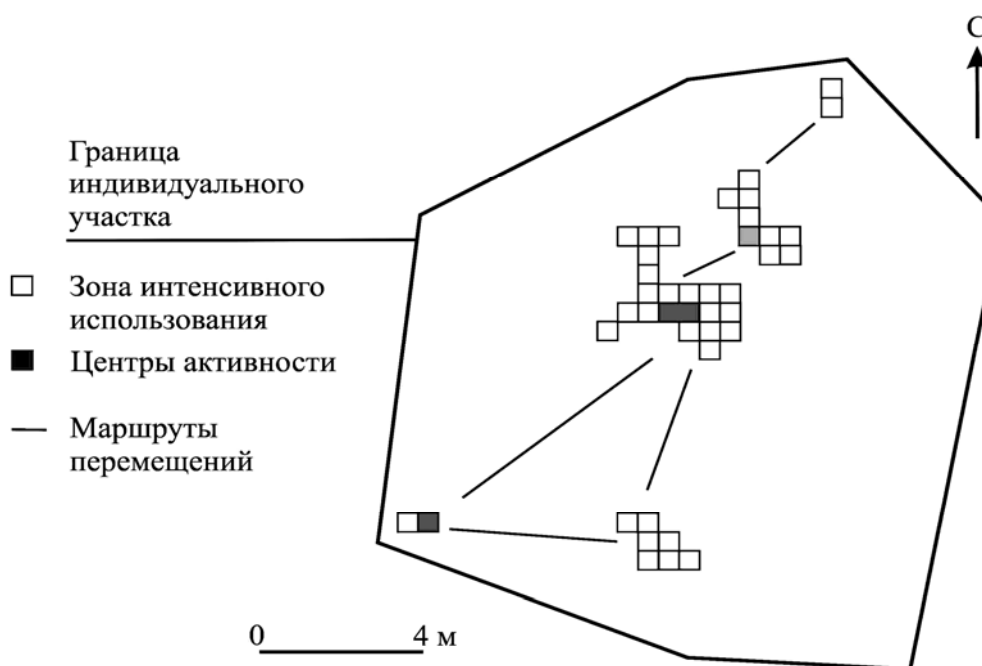


Рис. 1. Схема, иллюстрирующая основные структурные элементы индивидуального участка скальной ящерицы на примере самки *D. armeniaca* «Ф» в 2009 г. Площадь индивидуального участка = 182 м². Здесь и далее имена в кавычках обозначают первые буквы цветов бусин-меток

Если агрессивность самок друг по отношению к другу действительно является следствием конкуренции за внимание территориальных самцов, то от партеногенетических самок следует ожидать низкого уровня интрасексуальной агрессии и, в качестве следствия, совместного использования пространства и повышения плотности населения. Подтвердить эту гипотезу удалось в результате трехлетнего наблюдения за самками однополого вида *D. armeniaca* в окрестностях г. Дилижан Армении (40°45"СШ, 44°52"ВД) (Галоян, 2011; Galoyan, 2013). Однако хотя отсутствие пространственного разобщения у партеногенетических самок свидетельствует в пользу нашего предположения, подобное поведение может иметь и другое объяснение. Согласно теории отбора родственников («kin selection»), конкуренция между близкими генетически самками клональных видов должна быть значительно слабее, нежели между самками обоеполых (Wilson, 1975).

Чтобы определить, какая из версий ближе к реальности, мы провели исследования в симпатрической популяции, состоящей из двух партеногенетических (*D. unisexualis*, *D. armeniaca*) и одного бисексуального (*D. valentini*) видов скальных ящериц в районе села Кучак (40°31"СШ, 44°23"ВД) в Армении в 2013 г. Ящерицы распределены здесь неравномерно, метапоселения, в которых плотность населения может достигать нескольких сотен особей на 100 м², приурочены к каменистым моренным насыпям. На каждые 30–40 взрослых самок трех видов приходится один самец *D. valentini*, либо триплоидный гибрид *D. valentini* x *D. armeniaca* или *D. valentini* x *D. unisexualis* (Danielyan et al., 2008). По предварительным данным различий в сексуальных предпочтениях самцов по отношению к самкам всех трех видов не существует, а на туловище большинства самок в период размножения присутствуют следы челюстей самца, оставленные во время попытки спаривания (Рис. 2).



Рис. 2. Спаривание самца *D. valentini* x *D. armeniaca* «БКпр» и самки *D. armeniaca* «КЗ»

Смещение полового соотношения вызывает избыток самок как ресурса с точки зрения самцов и недостаток последних с точки зрения самок, что должно приводить к отсутствию конкуренции у самцов и ее наличию между самками. Наши наблюдения показали, что самцы в описанных условиях действительно перестают проявлять агрессивное поведение: три резидентных самца, не имели территории и не проявляли агрессию, даже находясь в нескольких сантиметрах друг от друга. Нападение одного резидента на другого зарегистрировали лишь однажды, когда нападающий проходил мимо конспецифика, насилующего одну из резидентных самок. Для сравнения: реакция агрессивного реагирования у самцов *D. brauneri* в пределах территории вне зависимости от контекста и при условии визуального обнаружения объекта нападения превышает несколько метров (Целлариус и Целлариус, 2005а). Однако если мирные взаимодействия между соседями можно интерпретировать в рамках «dear enemy phenomena» (Getty, 1987), то нейтральное поведение по отношению к пришлым и малознакомым особям и отсутствие патрулирования территории – характерное по моторике демонстративное поведение территориальных самцов скальных ящериц (Целлариус и Целлариус, 2005), удастся объяснить только избытком самок.

Аффилиативное поведение самцов в условиях численного преобладания самок распределяется на многих особей противоположного пола. Несмотря на то, что мы регулярно наблюдали совместное нагревание самцов в центрах активности самок (Рис. 3), пары часто менялись. Если отсутствие интрасексуальной агрессии у взрослых партеногенетических самок в моновидовых популяциях связано с отсутствием самцов, то в изучаемой симпатрической популяции они должны быть более агрессивны друг по отношению к другу. Во время наблюдений в 2013 г. нами зарегистрированы пять эпизодов проявления агрессии взрослых самок, что само по себе немного, однако в трех случаях непосредственно перед проявлением агрессии нападавшая на приближающуюся особь своего пола самка находилась в аффилиативном контакте с резидентным самцом. Один такой эпизод, произошедший 9 июня 2013 г., приведен ниже: «Взрослая *D. armeniaca* «КЗ»



Рис. 3. Совместный баскинг самца *D. valentini* x *D. armeniaca* «БКпр» и самки *D. armeniaca* «КЗ»

и самец *D. valentini* x *D. armeniaca* «БКпр» лежат в обнимку на камне. Рядом с ними ходит молодая *D. armeniaca* «ГФ». Когда «ГФ» подошла к паре слишком близко, то «КЗ» кинулась на нее и прогнала, потом подошла к «БКпр», помахала ему лапами и улеглась в обнимку. В 12:19 «КЗ» и «БКпр» разошлись и легли в 3 см друг от друга. В 12:25 к ним подходит самка «ГФ», самец развернулся к ней мордой, а молодая самка стоит перед «КЗ» и машет лапами. «КЗ» лежала спокойно, но потом встала, опустила горловой мешок, сгорбилась, уплощилась и вытянулась на лапах (ритуальная поза угрозы; Рис. 4) и «ГФ» замолотила передними лапами активной, выгнулась (циркумдукция, поза подчинения), а «КЗ» бросилась за ней, но тут же вернулась к самцу, подползла и медленно замахала лапами. Он от нее отошел, лег боком в 5 см. Через пол-



Рис. 4. Взрослая самка *D. armeniaca* «КЗ» (по центру) угрожает молодой особи своего вида «ГФ» (слева). Гибридный самец *D. valentini* x *D. armeniaca* «БКпр» (справа) (объяснение в тексте)

минуты она подползает к его хвосту, самец идет к ней, она машет лапами и отходит на 30 см. Через 20 секунд она кинулась на соседний камень на $\frac{1}{2}$ м на запад на самку «ГФ», нагревается на ее месте полминуты. После чего вернулась к самцу «БКпр», медленно машет лапами, улеглась и положила на него голову...».

Таким образом, наши наблюдения свидетельствуют о том, что агрессия самок скальных ящериц по отношению друг к другу преимущественно возникает при конкуренции за внимание самцов. Однако если в популяции бисексуального вида территориальные самцы обеспечивают самкам защиту от насилия со стороны других самцов, то в описанной смешанной популяции, где эффективность подобной защиты значительно снижена с одной стороны, а с другой стороны не так востребована, оценка выгоды конкурирующих самок на данном этапе затруднительна. Мы надеемся, что наши исследования по сравнительному социальному поведению скальных ящериц вскрывают новый пласт в поведенческой экологии. Похоже, что подобные группы видов являются идеальными модельными объектами для проверки старых и выработке новых концепций биологической и социальной эволюции животных. В частности, благодаря наблюдениям за особями близких однополых и обоеполых видов, становится понятно, что взаимоотношения между генетически близкими особями, вопреки предсказаниям «теории отбора родственников», могут носить конкурентный характер при определенных социальных и экологических условиях.

Автор благодарен А.Ю. Целлариусу и Е.Ю. Целлариус за помощь в организации экспедиционных работ, обсуждение материалов и ценные советы при написании статьи. Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 05-04-49468-а и РФФИ № 12-04-31214 мол_а.

Список литературы

1. Галоян Э.А. Распределение партеногенетических скальных ящериц *Darevskia armeniaca* и *Darevskia unisexualis* в северной Армении и сравнение с бисексуальными видами // Зоологический журнал, 2010. Т. 89. № 4. С. 470–474.
2. Галоян Э.А. Роль социальных отношений в регуляции плотности населения в поселениях партеногенетических и бисексуальных видов скальных ящериц / Диссертация на соискание звания кандидата биологических наук. Москва, 2011. С. 284.
3. Даревский И.С. Естественный партеногенез у позвоночных животных // Природа, 1964. № 7. С. 45–53.
4. Даревский И.С. Скальные ящерицы Кавказа. Л.: Наука. 1967. С. 214.
5. Трофимов А.Г. Пространственная структура популяций некоторых партеногенетических и двуполых скальных ящериц Кавказа / Диссертация на соискание звания кандидата биологических наук. Киев. 1981. С. 170.
6. Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю. Динамика пространственной структуры популяции *Lacerta saxicola* в широколиственных лесах хребта Навагир // Зоологический журнал, 2001. Т. 80. № 7. С. 1–8.
7. Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю. Формирование и защита индивидуального пространства у самцов скальной ящерицы (*Lacerta saxicola*, Zauria). 1. Индивидуальный участок // Зоологический журнал, 2005а. Т. 84. № 9. С. 1123–1135.
8. Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю., Использование пространства и социальные отношения у скальной ящерицы – *Lacerta saxicola* (Reptilia, Sauria) // Современная Герпетология, 2005б. Т. 3. № 4. С. 99–110.
9. Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю., Формирование и защита индивидуального пространства у самцов скальной ящерицы (*Lacerta saxicola*, Zauria). 2. Территория и территориальные отношения // Зоологический журнал, 2006. Т. 85. № 1. С. 73–83.
10. Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю. Продолжительность жизни и факторы смертности у скальной ящерицы *Darevskia brauneri* (SAURIA) по данным многолетних наблюдений на хребте Навагир // Зоологический журнал, 2009. Т. 88. № 10. С. 1276–1280.

11. Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю., Галоян Э. А. Взаимоотношения взрослых и ювенильных особей скальной ящерицы *Darevskia brauneri* (REPTILIA, SAURIA) с хребта Навагир // Современная герпетология, 2008. Т. 8 С. 170–186.
12. Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю., Галоян Э. А. Инверсия гендерных стратегий у скальной ящерицы *Darevskia brauneri* // V Всероссийская конференция по поведению животных, Москва, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. 2012. С. 198.
13. Lizard social behavior / S.F., McCoy J.K., Baird T.A. (eds.). Baltimor and London: The Johns Hopkins University Press, 2003. 7–46 p.
14. Danielyan F., Arakelyan M., Stepanyan I. Hybrids of *Darevskia valentini*, *D. armeniaca* and *D. unisexualis* from a sympatric population in Armenia // Amphibia-Reptilia, 2008. V. 29 N 4, P. 487–504.
15. Fisher J.W., Muth A. A Technique for Permanently Marking Lizards // Herpetological Revue, 1989. V. 20. P. 45–46.
16. Galoyan E.A. Joint space use in parthenogenetic rock lizard (*Darevskia armeniaca*) suggests weak competition among monoclonal females // Journal of Herpetology, 2013. V. 47 № 1. P. 97–104.
17. Getty T. Dear enemies and the prisoner's dilemma: why should territorial neighbors form defensive coalitions? // American Zoologist, 1987. V. 27, № 2. P. 327–336.
18. Wilson E.O. Sociobiology: The New Synthesis / Belknap Press, 1975. 366 p.

МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВЗЯТИЯ КРОВИ У РЕПТИЛИЙ

Р.Я. Гильмутдинов¹, А.А. Никитина²

¹ФГБОУ ВПО «Казанская государственная академия ветеринарной
медицины им. Н.Э. Баумана», Казань

²Муниципальное бюджетное образовательное учреждение дополнительного
образования детей «Смоленский зоопарк», Смоленск, Россия
allanik1984@yandex.ru

METHODICAL ASPECTS OF THE BLOOD SAMPLING IN REPTILES

R.Ya. Gilmutdinov, A.A. Nikitina

FGBOU VPO «Kazan state academy of veterinary medicine named AD Bauman», Kazan;
Municipal budgetary educational institution of additional education of children
«Smolensky zoo», Smolensk, Russia

Разработка методов взятия крови у рептилий имеет большое прикладное значение: например по уровню тестостерона в сыворотке крови можно идентифицировать пол животного. Между тем выявление сосудов, из которых можно было бы безопасно получать кровь, часто является большой проблемой. У пресмыкающихся полного разделения артериальной и венозной крови не происходит, оба эти потока смешиваются в дорзальной аорте (Гильмутдинов и др., 2005). При заборе крови у водных рептилий, как и у рыб, необходимо участок, используемый для пункции, высушивать – в противном случае образцы могут гемолизироваться и контаминироваться. Из всех рептилий достаточно сложно без применения седативных средств фиксировать змей, наименьшую же трудность представляет венопункция ящериц. Обычно животное фиксируется руками одним ассистентом, хотя при работе с крупными видами для этого требуется 2 или даже 3 человека (Samour et al., 1984).

Многие методы забора крови вызывают ее загрязнение (разбавление) лимфой или тканевой жидкостью, при этом некоторые биохимические показатели изменяются значительно. Так, содержание калия и фосфора в плазме может увеличиться в 2 раза, уровень креатинфосфокиназы – более чем в 10 раз, содержание кальция и глюкозы падает в 1,5–2 раза. При разбавлении крови лимфой резко снижаются общий белок, гематокритное число и количество эритроцитов. В случае тканевой жидкости возрастают количества лейкоцитов, уровень АСТ и мочевой кислоты.

В среднем, по данным Валлаха (Wallach, 1969), объем крови пресмыкающихся составляет относительно массы тела у змей 5–7,3%; у черепахах – 3,8–7,8%; у ящериц – 4,7–7,3% и у крокодилов – 4,4–6,1%. Согласно другим данным, эта цифра равняется у черепахах – 4,7–12%, у агамы туркестанской – 8,3% (3,8–11,8%), у ящерицы обыкновенной – 5,0% (3,4–6,4%), желтопузика (*Pseudopus apodus*) – 5% (3,4–6,6%) и у степного удава – 5,8% (3,9–7,2%) (Коржуев и др., 1957; и др.). По мнению Кармено-Суэро (Carmenta-Suero et al., 1979), у кубинских крокодилов (*C. rhombifer*) полный объем крови составляет около 4 мл на 100 г массы тела.

Сведения об участках для сбора крови имеют также диагностическое и терапевтическое значение для специалистов, обеспечивающих ветеринарное обслуживание этих животных. Сейчас накопилась значительная литература по данному вопросу. Известный спектр участков тела, используемых для забора крови у рептилий намного шире, чем у земноводных. Традиционной для рептилий является кардиопункция (Blaxhall and Daisley, 1973; и др.). При всех своих преимуществах этот метод, позволяющий получать адекватные образцы крови, опасен, требует высокой точности выполнения и, при отклонении от него может вызвать либо контаминацию образцов жидкостями грудной и плевральной полостей, либо гибель животного (Samour et al., 1984). В некоторых случаях данная процедура может привести к тампонаде сердца (Bush and Smeller,

1978; и др.). Забор крови из сердца осуществляли у американского аллигатора (*Alligator mississippiensis*), кубинских (*Crocodylus rhombifer*), гребнистых (*C. porosus*) и австралийских узкорылых крокодилов (*C. johnstoni*).

У ящериц при кардиопункции операционные процедуры излишне длительны и громоздки, что существенно при проведении исследований в полевых условиях. Кроме того, у варанов и игуан возможна тампонада сердца. Тем не менее, именно кардиопункцией осуществляют забор крови у различных представителей семейств Agamidae, Cordylidae, Lacertidae и Varanidae.

Кардиопункция активно используется в экспериментах с сухопутными, пресноводными и морскими черепахами. Необходимо отметить, что сердце черепах, в сравнении с другими пресмыкающимися, менее совершенно, и уже в нем имеет место некоторое смешение оксигенированной и неоксигенированной крови, т.е. в итоге мы получаем смешанную кровь. Считается, что взятие 2–3 мл крови не приносит заметного вреда черепахам. Приемы кардиопункции у черепах отличает разнообразие. Так, Батра и др. (Batra et al., 1995) вводили в желудочек сердца иглу длиной 5 см 32 калибра через основание левой передней конечности. Фрай (Frye, 1973) получал образцы крови через отверстие размером около 2 мм, просверленное в пластроне над (под) сердцем, которое, после взятия крови, пломбировалось эпоксидной резиной.

Предложенную Тигелем (Tiegel, 1880) методику кардиопункции у змей позже использовали Олсон и др. (Olson et al., 1975), Сеймор и др. (Samour et al., 1984) и др. При этом змея лежит на брюхе, и расположение сердца определяется по биению – 25–30% расстояния от носа до анального отверстия.

Многие исследователи используют для получения крови у рептилий хвостовой участок. Широко распространено взятие крови при отсечении или разрезе кончика хвоста у черепах (Roskopf, 1982), змей, мелких ящериц и крокодилов (Olson et al., 1975 и др.). Ампутация хвоста позволяет получить нужное для гематологических и биохимических исследований количество крови, однако результаты при этом не совсем надежны. Так, исказить получаемые результаты при данной процедуре может активация свертываемости крови. Кроме того, происходит контаминация образцов крови тканевыми жидкостями и дебрисом.

Более адекватна пункция хвостовой (точнее, вентральной хвостовой) вены, расположенной на вентральной стороне копчикового позвонка. Вследствие доступности она наиболее востребована из периферических сосудов, используемых при работе с рептилиями. Таким способом осуществляли и рекомендуют осуществлять забор крови у змей (Alleman et al., 1999; Bush and Smeller, 1978), ящериц, крокодилов и кайманов (Заволока, 1990; Hemmerling and Ambrosius, 1971; Gorzula et al., 1976; Samour et al., 1984; и др.), черепах (Powell et al., 1992). Количество крови обычно бывает достаточным для иммунологических, гематологических и других исследований.

Применительно к змеям (а именно *Pituophis melanoceucus catenifer* и *Elaphe obsoleta*) рассмотренная методика, по мнению Буша и Смеллера (Bush and Smeller, 1978), относительно проста, непродолжительна и не требует анестезии. Между тем, нет единого мнения о возможности кратного использования данной процедуры у змей. Иногда (Alleman et al., 1999) считают, что она позволяет осуществлять повторный забор крови, хотя зачастую искажает картину крови, тогда как Буш и Смеллер (Bush and Smeller, 1978) эту возможность отрицают в принципе. Малая насыщенность хвоста сосудами и их мельчайшие размеры ограничивают объем получаемой крови, образцы чаще гемолизируются. Кроме того, эта процедура, даже при соблюдении правил асептики, достаточно часто вызывает локальное, иногда переходящее в септическое, воспаление. Может возникать проблема при работе с самцами змей из-за травматизации иглой гемипениса (один из парных копулятивных органов у ящериц и змей). Обычно используют вентральную сторону хвоста примерно в 5 см сзади анального отверстия.

В опытах с крокодиловым кайманом игла вводится по средней линии между какой-либо парой проксимальных рядов брюшных хвостовых чешуек. Метод позволяет получить 5 мл крови в течение 15–20 с, оптимален при изучении свертывающей системы и сравнительных исследованиях, поскольку при этом освобождаются лишь незначительные количества тромбопластина (Gorzula et al., 1976).

У отдельных сухопутных видов черепах (*Geochelone carbonaria* и *G. sulcata*) наличие значительного пространства между пластроном и щитком особенно затрудняет взятие крови из-за сложностей, возникающих при вытаскивании хвоста и фиксации его для венопункции. Данная проблема обостряется при работе с самками, хвост которых короче, чем у самцов (Samour et al., 1984). У балканской черепахи (*Testudo hermanni*) хвостовая вена вообще не обнаруживается, и при дорзальной пункции хвоста исследователь вводит иглу во внутритрипоночный синус.

Для взятия крови у галапагосских (*Chelonoidis elephantopus*) и сейшельских (*Megalochelys gigantea*) гигантских черепах Рихтер и др. (Richter et al., 1977) использовали дорзальную латеральные копчиковые вены, проходящие соответственно по дорзальной и дорзолатеральной сторонам копчикового позвонка. Иногда удавалось собирать до 3 мл крови у редкого вида крупных (до 45 кг массы) и агрессивных грифовых черепах (*Macrolemys temminckii*) пункцией иглой и шприцем в пространство между 4 и 5 отростками хвостовых позвонков (Powell et al., 1992).

Эсра и др. (Esra et al., 1975) получали кровь у зеленой игуаны (*Iguana iguana*), полосатого варана (*Varanus salvator*) и комодского дракона (*Varanus komodoensis*) из крупных артерии и вены на вентральной поверхности позвонков хвостового участка. Даже если проколы осуществлялись поблизости от искомым сосудов, до 10 мл крови можно было получить относительно легко, причем без тампонады сердца – частого спутника кардиопункции. Ни у варанов, ни у игуан послеоперационных осложнений не отмечалось. Сеймур и др. (Samour et al., 1984), изучив расположение поверхностных кровеносных сосудов у 38 видов из различных семейств, предлагают для взятия крови использовать у ящериц, змей и крокодилов хвостовую вену.

Для одновременного забора больших объемов крови (при получении сыворотки, плазмы, лейкоконцентрата и т.д.) применяют метод декапитации (отсечения головы). Таким образом, например, получали кровь для гематологических и биохимических исследований у змей и среднеазиатской черепахи (*Testudo horsfieldii*). Между тем варианты, предполагающие убой животных с целью сбора крови, применительно к крупным рептилиям недопустимы из-за малочисленности, как правило, их популяций. Кроме того, при декапитации определенное влияние на гематологические показатели могут оказать жидкости респираторного и желудочно-кишечного трактов.

У черепах, особенно сухопутных видов, для пункции предпочтительна яремная вена, хотя сложность взаимодействия с животным часто затрудняет ее использование. Между тем пункция данной вены, которую можно осуществлять под визуальным контролем, в отличие от других методик не вызывает загрязнения крови лимфой или тканевой жидкостью, значительно изменяющего некоторые биохимические показатели. Яремную вену использовали для взятия крови у галапагосских и сейшельских гигантских черепах. У ящериц и крокодилов пункцию ее осуществить невозможно.

Предлагается собирать кровь из орбитального синуса у ящериц, змей и черепах. При этом капиллярной трубкой прокалывается конъюнктивная мембрана между глазами яблоком и впадиной. Для кайманов этот участок неприемлем для сбора крови из-за наличия у них, как и у птиц, жестких мигательных перепонки. Для сбора крови у черепах и змей используется также аорта. Кроме того, у черепах кровь получают из плечевой вены и вены лопатки; постоксипитального и копчикового синусов, кардиоцентеза, подмышечного (axillary) синуса, лежащего поверхностно и медиально к легко пальпируемому большому сухожилию, подошвенной стороны (plantar aspect) бедра и

бедренного венозного сплетения, лежащего в глубине и каудолатерально к бедренной и большеберцовой костям, но невозможно осуществлять пункцию брюшной (abdominal ventral) и головной (cephalic) вен.

Предложенные Олсон и др. (Olson et al., 1975) пункции глазничной, сонной и седалищной артерий в настоящее время не используются из-за малого количества получаемой крови, недостаточного для гематологических исследований. Широко распространено взятие крови при отрезании пальцев конечностей (когтей) у представителей различных отрядов (за исключением, естественно, змей) рептилий, однако эта процедура всегда связана с контаминацией образцов крови тканевыми жидкостями и дебрисом.

Известно наличие большого количества вен в ротовой полости змей. Олсон и др. (Olson et al., 1975) впервые использовали их (2 небные вены и 2 вены располагались на каждой стороне надгортанника и трахеи) для сбора крови у нескольких видов змей. В последующем этот метод модифицировали (Rosskopf et al., 1982) для забора крови у обыкновенного удава (*Boa constrictor*) и 3 видов питонов (*Python reticulatus*, *P. regius* и *P. molurus*). Они использовали 2 вены, расположенные на верхней части рта внутри рядов зубов, и 2 вены, располагавшиеся по обе стороны трахеи. При этом, однако, были получены очень незначительные количества крови, достаточные только для микрогематологического анализа.

Соколина и соавторы (1997) также рекомендуют брать кровь у рептилий, в частности змей, из поверхностно лежащих сосудов, например расположенной в полости рта верхнечелюстной вены. Данная техника позволяет осуществлять забор крови многократно, с интервалом между процедурами 10–14 сут., и разовый объем получаемой при этом пробы составляет от 0,2 до 2,5 мл, т.е. 37% всей циркулирующей крови. Однако, широко используемая для пункции у змей небная (palatine) вена у других рептилий недоступна.

Иногда кровь у змей собирают под анестезией, делая надрез размером 3 см сзади сердца на полой вене (v. cava). Достоинством данной методики является возможность повторения процедуры и получения большого количества (обычно от 0,5 до 1,5 мл, а от крупных змей – и больше) как венозной, так и артериальной крови, что может быть использовано в сравнительных опытах. К недостаткам следует отнести необходимость анестезии и хирургического вмешательства – процедура более продолжительная, нежели общепринятые.

По мнению Маклиин и соавторами (McLean et al., 1973) для полевых условий получение крови канюлированием, связанное с проведением операционных процедур, зачастую излишне длительно и громоздко. Тем не менее катетеризацию осуществляли Хоппинг (Hopping, 1923) для взятия крови у аллигатора; Якобсон и Ходге (Jacobson and Hodge, 1980) – для ежедневного забора крови у водяных змей.

У мелких крокодилов для сбора крови используют также дорзальный позвоночный синус, однако при этом высока вероятность случайного попадания в субарахноидальное пространство. Гэбэл и Сперле (Goebel and Spoerle, 1991) предлагают брать кровь у балканской черепахи из внутривозвоночного синуса.

Ланц (Lance: цит. по Samour et al., 1984) брал кровь у американского аллигатора из височной вены, расположенной под аналогичной мышцей на дорзолатеральной стороне головы. Пух (Pough, 1977) для забора крови у мелких ящериц (всего 51 вид) использовал разрез каротидных артерий.

Список литературы

1. Гильмутдинов Р.Я., Ильязов Р.Г., Иванов А.В. Сравнительная гематология животных. Казань: Фэн, 2005. 287 с.
2. Заволока А.А. Методические рекомендации по проведению гематологических исследований у экзотических животных. Харьков, 1990. 54 с.

3. Коржухев П.А., Круглова Г.В., Свиридова А.Н. Некоторые эколого-физиологические особенности рептилий // Зоол. журн., 1957. Т. 36. Вып. 2. С. 246–259.
4. Соколова Ф.М. и др. Гематология пресмыкающихся. Метод. пособие. Казань, 1997. 31с.
5. Alleman A., Jacobson E., Raskin R. Morphologic, cytochemical staining, and ultrastructural characteristics of blood cells from eastern diamondback rattlesnakes (*Crotalus adamanteus*) // Amer. J. Vet. Res., 1999. V. 60. № 4. С. 507.
6. Batra R., Prakash S. Simplified field technique for obtaining blood from freshwater turtles // Asiat. Herpetol. Res., 1995. № 6. P.28–29.
7. Blaxhall P., Daisley K. Routine haematological methods for use with fish blood // J. Fish Biol., 1973, V.5. № 6. P. 771–781.
8. Bush R., Smeller J. Blood Collection & Amp Injection Techniques in Snakes // Veterinary Medicine Small Animal Clinician, 1978. V. 73. № 2. P. 211–214.
9. Carmena-Suero A. et al. Blood volume and hematological values of crocodile (*Crocodylus rhombifer* Cuvier) // Comp. Biochem. and Physiol. Part A: Physiology, 1979. V. 64. № 4. P.597–600.
10. Esra G., Benirschke K., Griner L. A. Blood collecting technique in lizards [Veterinary medical techniques] // J. Amer. Vet. Med. Assoc., 1975. V. 167. № 7. P. 555–556.
11. Gorzula S., Arocha-Pinango C., Salazar C. A method of obtaining blood by venipuncture from large reptiles // Copeia, 1976. Т. 1976. № 4. С. 838–839.
12. Hemmerling J., Ambrosius H. Technic of blood specimen collection in reptiles: *Ophisaurus apodus* (Pallas) // Zeitschrift für Versuchstierkunde, 1971. V. 13. № 5. P. 263.
13. MacLean G., Lee A., Wilson K. A simple method of obtaining blood from lizards // Copeia, 1973. V. 1973. № 2. P. 338–339.
14. Olson G. et al. Techniques for Blood Collection and Intravascular Infusion of Reptiles // Lab. Anim. Sci., 1975. V. 25. P. 783–786.
15. Pough F. The relationship of blood oxygen affinity to body size in lizards // Comp. Biochem. and Physiol. Part A: Physiology, 1977. V. 57. № 4. P. 435–441.
16. Powell S., Knesel J. Blood collection from *Macrolemys temmincki* // Herp. Rev., 1992. V.23. P. 19.
17. Richter A. et al. Techniques for collecting blood from Galapagos tortoises and box turtles // Vet. Med. Small Animal Clin., 1977. V. 72. № 8. P.1376–1378.
18. Roskopf Jr.W. Normal hemogram and blood chemistry values for California desert tortoises // Veterinary medicine, small animal clinician, 1982. V. 77. № 1. P. 85–87.
19. Roskopf Jr.W., Woerpel R., Fudge A. A practical method of performing venipuncture in snakes // Vet. Med. Small Animal Clinician, 1982. V. 77. P. 820–823.
20. Samour H. et al. Blood sampling techniques in reptiles // Vet. Rec., 1984. V.114. № 19. P.472–476.
21. Wallach J. Medical care of reptiles // J. Amer. Vet. Med. Assoc., 1969. V. 155. № 7. P. 1017.

О РАСПРОСТРАНЕНИИ ЯЩЕРИЦ (SAURIA) В ЦЕНТРАЛЬНОМ ЧЕРНОЗЕМЬЕ

А. Г. Гончаров

Тамбовский государственный университет имени Г. Р. Державина, Тамбов, Россия
al-gon4arow@yandex.ru

ABOUT DISTRIBUTION OF LIZARDS (SAURIA) IN CENTRAL BLACK-SOIL REGION

A. G. Goncharov

Tambov State University named after G. R. Derzhavin, Tambov, Russia

В Центральном Черноземье достоверно известно обитание четырех видов ящериц: прыткая ящерица (*Lacerta agilis*), разноцветная ящурка (*Eremias arguta*), живородящая ящерица (*Zootoca vivipara*) и ломкая веретеница (*Anguis fragilis*). Изучаемый регион характеризуется большим разнообразием физико-географических условий и значительным числом фрагментированных ландшафтов (лесных и степных участков). В этих условиях ящерицы имеют неравномерное распределение. Особый интерес представляют виды, находящиеся в регионе на пределах своего распространения.

В данной работе сделана попытка обобщить имеющийся материал по распространению четырех видов ящериц в Центральном Черноземье, а также уточнить границы их ареалов.

Использовались все доступные литературные источники, а также собственные данные, собранные во время экспедиций по пяти областям (Курская, Белгородская, Липецкая, Тамбовская, Воронежская) Центрального Черноземья в 2007–2012 гг. (Рис. 1).

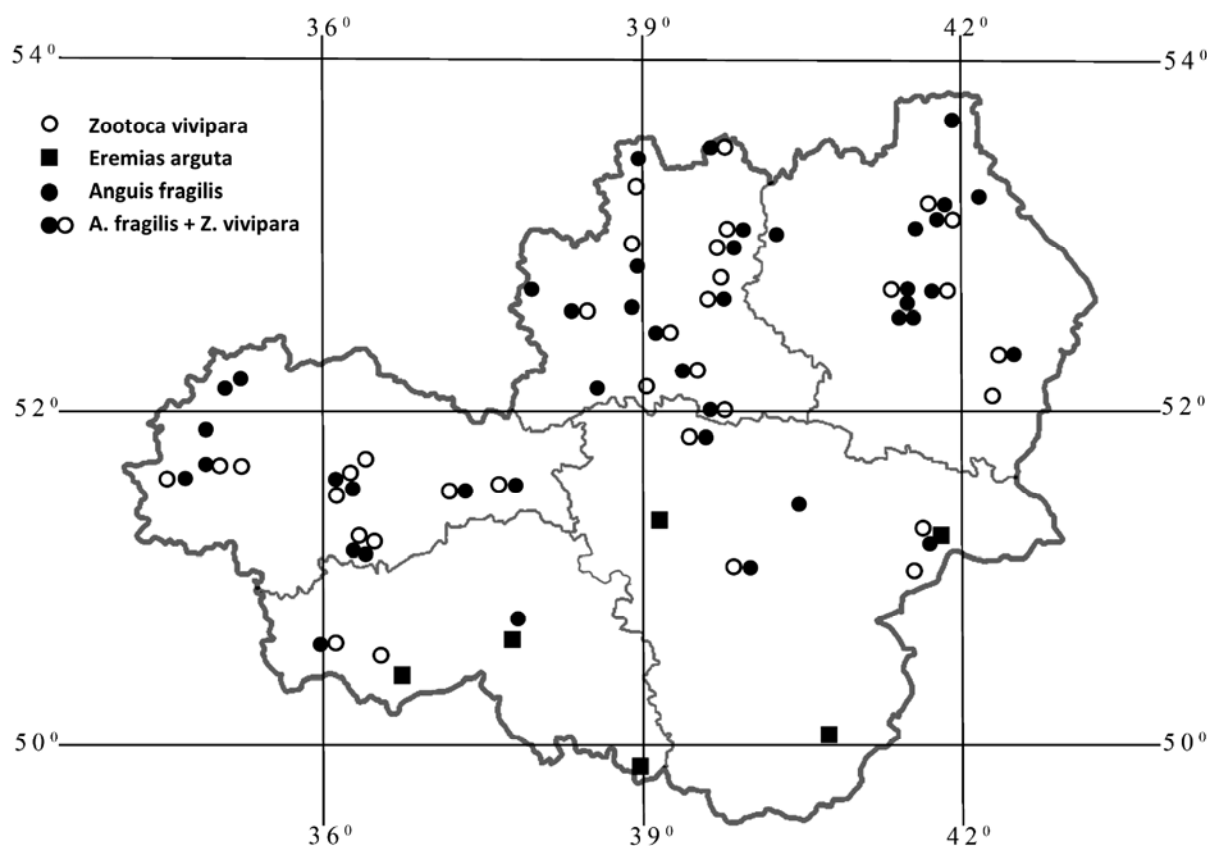


Рис. 1. Распространение трех видов ящериц в Центральном Черноземье

Пряткая ящерица встречается во всех пяти областях Центрального Черноземья. Благодаря высокой экологической пластичности вид занимает различные биотопы и распространен практически повсеместно.

Разноцветная ящурка в регионе находится на северном пределе своего распространения, характеризуется фрагментированностью ареала и наличием изолированных популяций. Так, в Белгородской области этот вид достоверно известен из следующих мест: окрестности пос. Маслова Пристань (Шебекинский район) и с. Карнауховка (Белгородский район) (Котенко, 1988; Котенко и Шаповалов, 2008); окрестности сел Макешкино, Таволжанка и Песчанка (все – Новооскольский район) (Котенко и Шаповалов, 2008; собственные данные); окрестности с. Нижняя Серебрянка и п. Ровеньки (все – Ровеньский район) (Зиненко, 2005; Котенко и Шаповалов, 2008). С большой долей вероятности предполагается нахождение разноцветной ящурки близ г. Старый Оскол, по левому берегу р. Оскол (Котенко и Шаповалов, 2008). Ранее вид отмечался в окрестностях г. Грайворон (Аренс, 1928), но в настоящее время он здесь отсутствует (Котенко, 1988; собственные данные). В Воронежской области разноцветная ящурка на данный момент отмечена в следующих пунктах: окрестности с. Каменно-Верховское (Каширский район) (Ткаченко и Хицова, 2004); пески в Петропаловском и Богучарском районах по левобережью р. Дон (Ткаченко и Хицова, 2004; Репитунов и Масалыкин, 2011); Хоперский заповедник (Образцов, 1951; Масалыкин, 1995; Лада и Гончаров, 2010; Лада и др., 2010, 2011, 2012). Ранее вид регистрировался в Воронежском заповеднике (Барабаш-Никифоров и Павловский, 1948) и в окрестностях с. Хреновое (Огнев и Воробьев, 1924), но в настоящее время в этих точках он не встречается (Масалыкин, 1993, 1997; собственные данные).

Таким образом, северная граница ареала разноцветной ящурки в Центральном Черноземье проходит через окрестности пос. Маслова Пристань и с. Карнауховка (Шебекинский район) – окрестности сел Макешкино, Таволжанка и Песчанка (Новооскольский район) – окрестности с. Нижняя Серебрянка и п. Ровеньки (Ровеньской район) (все – Белгородская область) – окрестности с. Каменно-Верховское (Каширский район) – Петропаловский и Богучарский районы по левобережью р. Дон – Хоперский госзаповедник (Борисоглебский район) (все – Воронежская область). Самой северной точкой распространения вида в Центральном Черноземье является с. Каменно-Верховское Каширского района Воронежской области (51°20' С.Ш.). В России самая северная (53°29' С.Ш.) популяция разноцветной ящурки отмечена близ г. Тольятти Самарской области (Епланова и др., 2003).

Живородящая ящерица встречается во всех областях Центрального Черноземья, в регионе проходит участок южной границы ее ареала. В Курской области живородящая ящерица известна из Рыльского района (Птушенко, 1934; собственные данные), окрестностей гг. Льгов и Курск (Птушенко, 1934), всех шести участков Центрально-Черноземного заповедника (Власова и Власов, 2005). В Белгородской области она достоверно отмечалась в окрестностях п. Борисовка (заповедник «Белогорье») (Крень, 1939; Лада и др., 2011; собственные данные) и близ г. Белгород (Птушенко, 1934). В Липецкой области вид встречается в лесном массиве по левому берегу р. Воронеж, а также в Задонском, Измайловском, Чаплыгинском, Данковском, Лебедянском, Елецком, Хлевенском и Краснинском районах (Климов и др., 1999; Сарычев и др., 2004; Ушаков и Шубина, 2006). В Тамбовской области живородящая ящерица населяет Иловый-Воронежский, Цнинский, Воронинский лесные массивы, а также некоторые островные леса и ряд мест поймы р. Цна на участках с зарослями тальника (Соколов и Лада, 2007; собственные данные). В Воронежской области эта ящерица отмечается в Усманском бору (Воронежский заповедник) (Масалыкин, 1997), Хоперском заповеднике (Образцов, 1951) и близ г. Новохоперск (Ушаков, 2010). Ранее она регистрировалась

в Хреновском бору (Бобровский район) (Огнев и Воробьев, 1924), но в настоящее время, по-видимому, здесь уже не встречается (Ушаков, 1994; собственные данные).

Таким образом, южная граница ареала живородящей ящерицы в Центральном Черноземье проходит в Белгородской и Воронежской областях примерно по 51–52° С.Ш.

Распространение ломкой веретеницы в регионе в основном приурочено к лесным биотопам. В Курской области она отмечена в Дмитровском и Рыльском районах (Птушенко, 1934; собственные данные) и на всех участках Центрально-Черноземного заповедника (Елисеева, 1967; Власова и Власов, 2005). Первое упоминание о веретенице для Белгородской области относится к г. Новый Оскол (Lindholm, 1902). Также она встречается в окрестностях п. Борисовка (заповедник «Белогорье») (Крень, 1939; Лада и др., 2011; собственные данные). В Липецкой области веретеница обитает главным образом в лесном массиве по левому берегу р. Воронеж, а также в лиственных и смешанных лесах Данковского, Елецкого, Задонского, Измайловского, Тербунского и Краснинского районов (Климов и др., 1999; Панова, 2001; Сарычев и др., 2004; Шубина и др., 2004; Ушаков и Шубина, 2006; собственные данные). В Тамбовской области она отмечается в Цнинском, Иловай-Воронежском и Воронинском лесных массивах (Соколов и Лада, 2007; собственные данные). Для «нагорных лесов» Воронежской области веретеницу впервые указывает Н.А. Северцов (1855). Позже С.И. Огнев и К.А. Воробьев (1924) отмечают ее близ с. Курлак и с. Хреновое (пойма р. Битюг) и около станции Графская (Усманский бор). В настоящее время веретеница достоверно отмечена в Хоперском заповеднике (Борисоглебский лесной массив) (Образцов, 1951; Дьяков, 1961; Масалькин 1995; Воронина и др., 1995; Репитунов и Масалькин, 2011), Усманском бору (Барабаш-Никифоров и Павловский, 1948; Масалькин, 1997; Коржов и др., 2006; Репитунов и Масалькин, 2011) и Хреновском бору (Ушаков, 1994). Как и предыдущий вид, ломкая веретеница в Центральном Черноземье находится на южном пределе своего ареала (не считая изолированные популяции Предкавказья) и распространена в регионе до тех же широт, что и живородящая ящерица.

Работа проводилась при финансовой поддержке ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (госконтракт № 14.В37.21.0202) и в рамках государственного задания (регистрационный № НИР 4.1569.2011).

Список литературы

1. *Аренс Л.Е.* К вопросу о северной границе распространения разноцветной ящурки (*Eremias arguta* Pall.) в Восточной Европе // Доклады Академии Наук СССР, 1928. С. 289–290.
2. *Барабаш-Никифоров И.И., Павловский Н.К.* Фауна наземных позвоночных Воронежского государственного заповедника // Труды Воронежского государственного заповедника, 1948. Вып. 2. С. 7–128.
3. *Власова О.П., Власов А.А.* Фауна амфибий и рептилий Центрально-Черноземного заповедника // Изучение и сохранение природных экосистем заповедников лесостепной зоны: Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 70-летию Центрально-Черноземного заповедника. Курск, 2005. С. 292–295.
4. *Воронина Е.А., Золотарев А.А., Окулова Н.М.* К изучению земноводных и пресмыкающихся Хоперского заповедника // Проблемы изучения и охраны заповедных природных комплексов: Материалы научной конференции, посвященной 60-летию Хоперского заповедника. Воронеж, 1995. С. 76–77.
5. *Дьяков Ю.В.* Краткая характеристика природных условий среднего течения реки Хопра // Труды Хоперского государственного заповедника. , 1961. Вып. 4. С. 5–30.
6. *Елисеева В.И.* Фауна низших наземных позвоночных Центрально-Черноземного заповедника // Труды Центрально-Черноземного государственного заповедника, 1967. Вып. 10. С. 83–87.

7. Епланова Г.В., Бакиев А.Г., Саксонов С.В., Лысенко Т.М., Вехник В.П. О возможности сохранения самой северной в мире популяции разноцветной ящурки // Экологические проблемы заповедных территорий России. Тольятти, 2003. С. 244–249.
8. Зиненко А.И. Разноцветная ящурка *Eremias (Ommateremias) arguta* (Pallas, 1773) // Красная книга Белгородской области. Редкие и исчезающие растения, грибы, лишайники и животные. Белгород, 2005. С. 455.
9. Климов С.М., Климова Н.И., Александров В.Н. Земноводные и пресмыкающиеся Липецкой области. Липецк, 1999. 82 с.
10. Коржов М.В., Климов А.С., Хицова Л.Н., Новоселова Е.В. Особенности рисунка кожных покровов и щиткования дорзальной поверхности головы веретеницы ломкой (*Anguis fragilis*) юго-западной части Усманского бора (Воронежская область) // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сборник научных трудов, 2006. Вып. 9. С. 81–88.
11. Котенко Т.И. О северной границе ареала разноцветной ящурки на Украине // Вестник зоологии, 1988. № 6. С. 67–71.
12. Котенко Т.И., Шаповалов А.С. Распространение разноцветной ящурки (*Eremias arguta*) в Белгородской области // Живые объекты в условиях антропогенного пресса: Материалы 10-й Международной научно-практической конференции. Белгород, 2008. С. 100.
13. Крень А.К. Позвоночные животные заповедника «Лес на Ворскле» // Ученые записки ЛГУ, 1939. № 28. С. 184–206.
14. Лада Г.А., Гончаров А.Г. О состоянии популяций ящериц (*Saurgia*) в Центральном Черноземье // Современные проблемы зоологии позвоночных и паразитологии: II Международная научная конференция «Чтения памяти проф. И.И. Барабаш-Никифорова». Воронеж, 2010. С. 169–174.
15. Лада Г.А., Кулакова Е.Ю., Резванцева М.В., Аксенов Д.С., Гончаров А.Г., Моднов А.С., Болдырева М.П. Амфибии и рептилии Хоперского заповедника // Труды Хоперского государственного заповедника, 2012. Вып. 7. С. 71–80.
16. Лада Г.А., Кулакова Е.Ю., Резванцева М.В., Аксенов Д.С., Гончаров А.Г., Моднов А.С., Зеленская М.П. К фауне земноводных и пресмыкающихся Хоперского государственного природного заповедника // Проблемы мониторинга природных процессов на особо охраняемых природных территориях: Материалы международной научно-технической конференции, посвященной 75-летию Хоперского государственного природного заповедника. Воронеж, 2010. С. 59–63.
17. Лада Г.А., Мильто К.Д., Малашичев Е.Б. Земноводные и пресмыкающиеся участков «Лес на Ворскле» и «Острасьево яр» заповедника «Белогорье» и их окрестностей // Современная герпетология, 2011. Т. 11. Вып. 1/2. С. 40–47.
18. Масалькин А.И. Экология земноводных и пресмыкающихся Усманского бора // Труды Биологической учебно-научной базы Воронежского государственного университета, 1993. Вып. 3. С. 12–16.
19. Масалькин А.И. Батрахо-герпетофауна Хоперского заповедника // Проблемы изучения и охраны заповедных природных комплексов, 1995. С. 77–79.
20. Масалькин А.И. Батрахо-герпетофауна Воронежского биосферного заповедника // Развитие природных комплексов Усмань-Воронежских лесов на заповедной и антропогенной территориях: Труды Воронежского биосферного государственного заповедника. Вып. 23, 1997. С. 152–160.
21. Образцов Б.В. Очерк фауны наземных позвоночных Теллермановского опытного лесничества (Борисоглебский лесной массив) // Труды Института леса АН СССР, 1951. Т. 7. С. 180–198.
22. Огнев С.И., Воробьев К.А. Фауна позвоночных Воронежской губернии. М.: Новая деревня, 1924. 254 с.

23. *Панова Е.А.* Сравнительная характеристика распределения и численности ящериц в урочище Плющань на Верхнем Дону и в районе Кавказских Минеральных Вод // Вопросы герпетологии: Материалы I съезда Герпетологического общества имени А. М. Никольского. Пущино – Москва, 2001. С. 223–224.
24. *Птушенко Е.С.* Наземные позвоночные Курского края. 1. Амфибии и рептилии // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1934. Т. 43. № 1. С. 35–50.
25. *Репитунов С.В., Масалькин А.И.* Класс Пресмыкающиеся – Reptilia // Красная книга Воронежской области: в 2 т. Правительство Воронеж. обл.; Упр. по экол. и природопользованию Воронеж. обл.; Воронеж. гос. ун-т.; Воронеж: МОДЭК, 2011. С. 259–266.
26. *Сарычев В.С., Цуриков М.Н., Славгородский А.В., Сарычева Л.А.* Сведения о распространении некоторых редких видов биоты в Липецкой области // Материалы рабочего совещания по проблемам ведения региональных Красных книг. Липецк, 2004. С. 140–155.
27. *Северцов Н.А.* Периодические явления в жизни зверей, птиц и гадов Воронежской губернии. М., 1855. 430 с.
28. *Соколов А.С., Лада Г.А.* Класс Пресмыкающиеся Reptilia // Позвоночные Тамбовской области: Кадастр. Тамбов, 2007. С. 40–45.
29. *Ткаченко А.В., Хицова Л.Н.* О распространении и численности некоторых амфибий и рептилий в Воронежской области // Состояние и проблемы экосистем Среднерусской лесостепи: Труды биологического учебно-научного центра «Веневитиново» Воронежского государственного университета, 2004. Вып. 17. С. 49–54.
30. *Ушаков М.В.* Весенний учет пресмыкающихся в центральной части второй надпойменной террасы Хреновского бора // Состояние и проблемы экосистем Среднего Подонья, 1994. Вып. 5. С. 37–38.
31. *Ушаков М.В.* О результатах изучения герпетофауны в Новохоперском и Борисоглебском районах Воронежской области в 2006-2008 годах // Проблемы мониторинга природных процессов на особо охраняемых природных территориях: Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 75-летию Хоперского государственного заповедника. Пос. Варварино, Воронежская обл., 2010. С. 122–124.
32. *Ушаков М.В., Шубина Ю.Э.* Пресмыкающиеся // Красная книга Липецкой области. Животные. Воронеж, 2006. С. 136–143.
33. *Шубина Ю.Э., Мельников М.В., Землянухин А.И., Ефимов С.В., Ржевуская Н.А.* Сведения о редких видах биоты Липецкой области // Материалы рабочего совещания по проблемам ведения региональных Красных книг. Липецк: ЛГПУ, 2004. С. 177–185.
34. *Lindholm W.A.* Biologische Beobachtungen an einigen Batrachiern des Europäischen Russlands // Zool. Garten. Frankfurt a. M., 1902. Bd. 43. № 12. S. 390–403.

**ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
ГАДЮКИ НИКОЛЬСКОГО (*VIPERA BERUS NIKOLSKII* VEDMEDERJA,
GRUBANT ET RUDAEVA, 1986) НА ЮГЕ АРЕАЛА (ВОЛГОГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

Д.А. Гордеев

Волгоградский государственный университет, Волгоград, Россия

dmitriy8484@bk.ru

**ECOLOGY AND MORPHOLOGICAL DESCRIPTION OF THE NIKOLSKY VIPER
(*VIPERA BERUS NIKOLSKII* VEDMEDERJA, GRUBANT ET RUDAEVA, 1986)
NEARSOUTHERN LIMIT OF THE DISTRIBUTION IN VOLGOGRAD REGION**

D.A. Gordeev

Volgograd state University, Volgograd, Russia

Гадюка Никольского (*Vipera berus nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986) – таксон, чей статус более 20 лет остается дискуссионным, однако последние данные (Milito and Zinenko, 2005) позволяют рассматривать его в качестве подвида *Vipera berus*. Он занесен в Красные книги Саратовской (категория и статус 3) и Волгоградской областей (категория и статус 4). Расположение южной границы ареала подвида на территории Волгоградской области, а также отрывочность сведений по экологии и морфологии определили актуальность данного исследования.

Методика исследований. Основой для данной работы послужили полевые исследования и сборы на территории Волгоградской области, проведенные в период 2008 – 2013 гг., а также материалы ЗМ СГУ им. Чернышевского. Плотность поселений змей определяли учетами на пробных площадках и маршрутных полосах (Шляхтин и Голикова, 1986). Полученные данные закартированы с помощью GPS-навигатора и программы Google Earth Pro 5.1. сезонную и суточную динамику змей изучали весь активный период жизнедеятельности на постоянных маршрутах. Подвижность животных определяли мечением особей (детальное изучение фолидоза головы). Общая протяженность маршрутов составила 205 км, анализ морфологических признаков проведен на 57 особях. Математическая обработка данных проведена в среде Statistica 6.1.

Результаты и их обсуждение. Населяет степные и лесостепные районы Украины и европейской части России к югу от линии Балта – Канев – Курск – Тамбов – Бузулук, проникает на восток в степные районы Саратовской, Самарской областей (Ананьева и др. 2004; Табачишин и др. 2003). Южная граница ареала в Нижневолжском регионе приурочена к территории Волгоградской и Ростовской областей (Божанский, 2001).

Южная граница распространения подвида в Волгоградской области (Рис. 1) проходит с запада по руслу р. Дон, до ст. Клетская, далее поворачивает на северо-восток до х. Чернополянский (сборы Брехова О.Г.), затем резко поворачивает на северо-восток вдоль Медведицы в Саратовскую область. После паводков граница распространения гадюки Никольского может несколько смещаться к югу (Старков, 1996). В середине XX века гадюка Никольского обитала гораздо южнее – в окрестностях г. Волгограда (Кубанцев, 2003; Кубанцев и др., 1987; Кубанцев и Колякин, 1990; Кубанцев и Колякина, 2000), однако в связи с активной хозяйственной деятельностью человека южная граница ее ареала значительно сместилась на север. По сведениям ряда авторов (Завьялов и Табачишин, 1997) змеи отмечались на территории природного парка «Щербаковский» в балке р. Щербаковка, однако современными исследованиями в данном районе (Бакиев, 2011; Бакиев и др., 2008; наши экспедиции в 2011–2013 гг.) обитание подвида не подтверждают.

Обитание гадюки Никольского на исследуемой территории связано с пойменным ландшафтом: змеи предпочитают пойменные луга, зарастающие вырубками, склоны вдоль русла рек, избегая при этом остепененных участков и агроценозов. Последнее обстоятельство привело к снижению численности этих змей и значительно сузило аре-

ал обитания ввиду освоения человеком новых территорий. В Саратовской области лимитирующими факторами, помимо хозяйственной деятельности человека, являются рекреационная нагрузка, чрезмерная добыча для получения яда и коммерческой продажи, а также прямое уничтожение человеком (Красная книга Саратовской обл.).

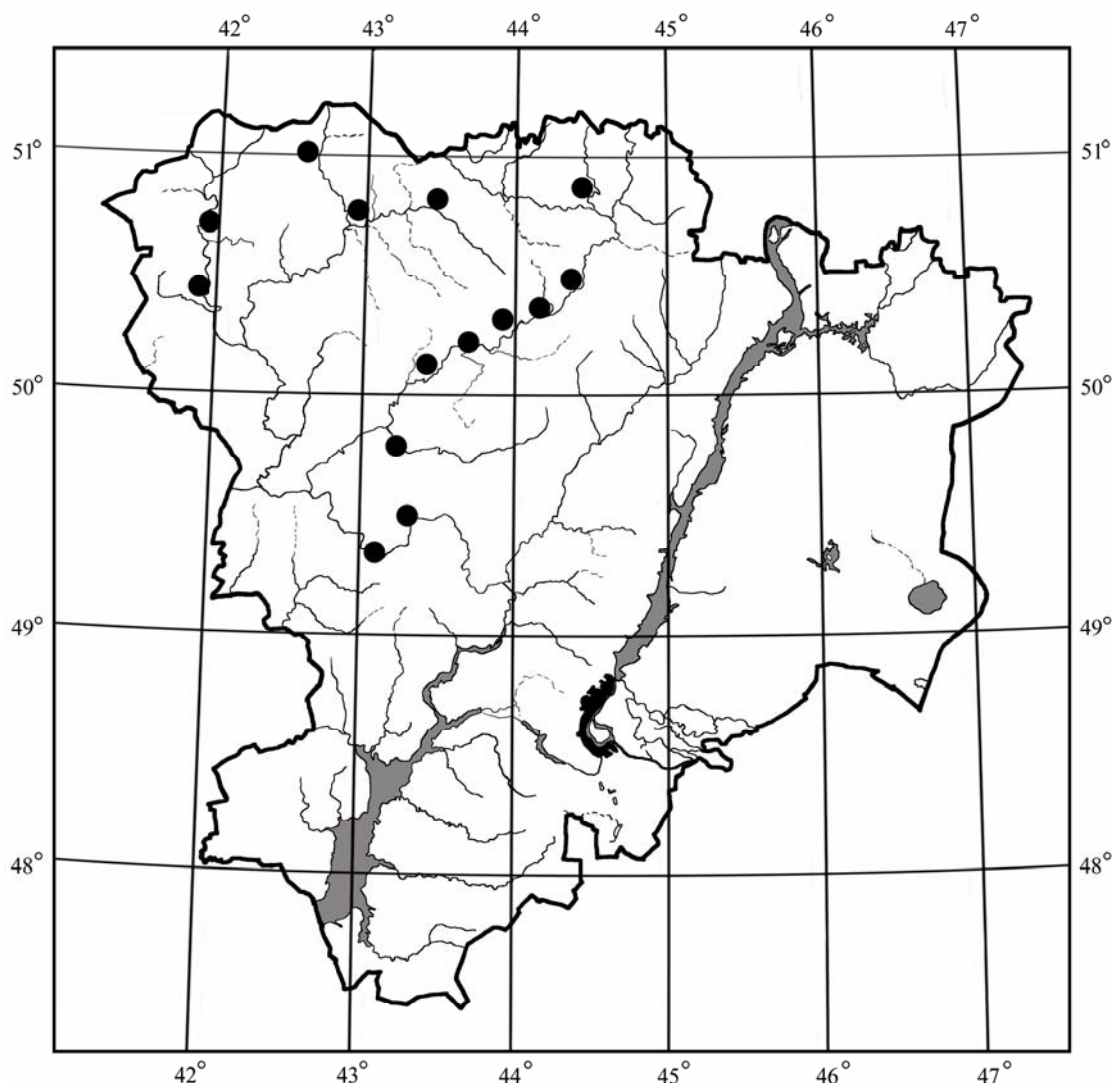


Рис. 1. Карта мест находок *Vipera berus nikolskii* в Волгоградской области

Плотность поселений гадюки на территории Волгоградской области составляет $0,3-7,1 \pm 0,10$ особь/га (330 наблюдений), в долине р. Хопер в период размножения может достигать $6,2 \pm 0,52$ особи/га (30 наблюдений), а в пойме Дона – $7,1 \pm 0,40$ особь/га (30 наблюдений), т.е. возрастает при движении на север. Так, в Саратовской области (Табачишин и др., 2003) средняя плотность колеблется на уровне 2–5 особи/га, но может достигать 15–29 особей/га.

Выход перезимовавших особей наблюдается с начала апреля, однако массовое появление приходится на середину апреля. Через 2–3 недели начинается период спаривания. Период беременности длится около 3 месяцев, самки приносят 7–18 детенышей; сеголетки появляются в августе, при этом их длина тела составляет 165,0–185,0 мм, а хвоста – 20,3–29,2 мм (Табачишина et al., 2002; Shlyakhtin et al., 2003). Суточная активность гадюки Никольского, как и всех пойкилотермных животных, зависит от температуры окружающей среды и сезона. Ранней весной рептилии наблюдались с 8:00 до 16:00 ч, в летний период утренняя активность длилась с 6:00 до 10:00 ч, вечерняя – с 16:00 до 21:30 ч.

Убежищем служат корни деревьев, расщелины субстрата, норы грызунов, обычные под камнями, пнями и корягами. Питаются мелкими млекопитающими, значительно реже – амфибиями и рептилиями. В желудках змей были обнаружены также воробьиные и их птенцы. Преобладание в питании амфибий и рептилий отмечается в годы низкой численности грызунов.

Окраска тела половозрелых особей, выявленных нами, была черной, без рисунка и вкраплений, конец хвоста (в большей степени вентральная его часть) – желтый. Ювенальные же особи гадюки по окраске сходны со взрослыми, но отличаются цветом (всегда бурые) и наличием более темного рисунка, после 4–6 линек приобретают характерный меланистический окрас. Зрачок красный.

Змеи средних размеров, длина тела с учетом хвоста до 731 мм (Табл. 1). Половой диморфизм проявляется в ряде метрических и меристических признаках: самки крупнее самцов, длина тела первых составляет $543,9 \pm 12,5$ и $452,5 \pm 11,8$ мм соответственно ($F = 2,52$, $p = 0,008$), при этом хвост самок короче ($54-86/74,2 \pm 1,42$ мм), чем у самцов ($66-97/80,5 \pm 1,25$ мм). В связи с этим отношение длины тела к длине хвоста у самок больше, чем у самцов ($6,71-8,84/7,78 \pm 0,19$ и $5,12-6,91/6,01 \pm 0,13$ соответственно). Количество брюшных щитков у самок больше, чем у самцов ($149-157/151,9 \pm 0,61$ и $147-155/148,1 \pm 0,40$), а подхвостовых – меньше ($26-38/30,9 \pm 0,95$ – самки, $33-42/37,5 \pm 0,40$ – самцы). Половой диморфизм в щитковании головного отдела проявляется в большем количестве верхнегубных щитков у самок ($8-10/9,15 \pm 0,15$), чем у самцов ($8-9/9,0 \pm 0,15$).

Таблица 1

Морфологическая характеристика гадюки Никольского в Волгоградской области

Признак	<i>min-max / M±m</i>		F	P
	самки (n = 27)	самцы (n = 30)		
<i>L.</i>	438-645/543,9±12,5	391-520/452,5±11,8	2,52	0,008
<i>L.cd.</i>	54-86/74,2±1,42	66-97/80,5±1,25	2,34	0,007
<i>L./L.cd.</i>	6,71-8,84/7,78±0,19	5,12-6,91/6,01±0,13	3,60	0,004
<i>Sq.</i>	21-23/21,4±0,11	21-23/21,5±0,12	0,98	0,688
<i>Ventr.</i>	149-157/151,9±0,61	147-155/148,1±0,40	2,40	0,007
<i>S.cd.</i>	26-38/30,9±0,95	33-42/37,5±0,40	3,32	0,004
<i>Lab.</i>	8-10/9,15±0,15	8-9/9,0±0,15	1,01	0,005
<i>Sub. Lab.</i>	9-12/11,3±0,25	9-11/10,9±0,25	1,30	0,264
<i>Pr.oc.</i>	2-3/2,70±0,15	2-3/2,67±0,15	0,75	0,45

У большинства особей (52,8%) имеется 9 верхнегубных щитков (комбинация 9/9), варианты 8/8 и 10/10 (с левой/правой стороны) составляют в выборке по 23,6%, асимметрии по данному признаку не обнаружено. Нижнегубных 11 щитков у 50,0%, 12 – 25,0%, 9 и 10 у 12,5%. Асимметричные проявления (9/10, 11/12) составляют 12,4%. У обоих полов от 2 до 3 предглазничных щитков, они образуют сочетания 2/2, 3/3 без явления асимметрии.

Сравнение особей из Саратовской и Волгоградской областей показало относительную стабильность признаков фоллидоза. По данным Табачишиной И.В. (2004) при продвижении в направлении с юго-запада на северо-восток наблюдается некоторое увеличение числа щитков вокруг середины тела и уменьшение количества брюшных щитков. Достоверных отличий между гадюками саратовской и волгоградской популяций не выявлено, однако особи из южных популяций (Волгоградская обл.) несколько мельче северных.

Список литературы

1. Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г., Даревский И.С., Рябов С.А., Барабанов А.В. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). СПб., 2004. 232 с.

2. Бакиев А.Г. О возможном исчезновении некоторых видов и популяций змей в Волжском бассейне // Вопросы герпетологии, 2011. С. 25–27.
3. Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Четанов Н.А., Зайцева О.В., Песков А.Н. Обыкновенную гадюка *Vipera berus* (Reptilia, Viperidae) в Волжском бассейне: материалы по биологии, экологии и токсинологии // Самарская Лука, 2008. Т. 17, № 4(26). С. 759–816.
4. Божанский А.Т. Гадюка Никольского *Vipera nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986 // Красная книга Российской Федерации (Животные). М.: Изд-во АСТ, 2001. С. 348–349.
5. Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. Распространение и особенности биологии *Vipera nikolskii* в северной части Нижнего Поволжья // Проблемы общей биологии и прикладной экологии: Сб. тр. молодых ученых. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1997. Вып. 1. С.
6. Красная книга Волгоградской области. Комитет природных ресурсов и охраны окружающей среды администрации Волгоградской области. Волгоград, 2004. Т. 1. Животные. 172 с.
7. Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Комитет по охране окружающей среды и природопользования Саратов. обл. – Саратов: Изд-во Торгово-промышленной палаты Саратов. обл., 2006. 528 с.
8. Кубанцев Б.С. Земноводные и пресмыкающиеся северных районов Нижнего Поволжья // Третья конференция герпетологов Поволжья: Материалы региональной конференции. Тольятти, 2003. С. 33–36.
9. Кубанцев Б.С., Жукова Т.И., Колякин Н.Н. Рекомендации к использованию краеведческих герпетологических материалов севера Нижнего Поволжья в преподавании зоологии в школах и педагогических институтах. Волгоград: ВГПИ, 1987. 28 с.
10. Кубанцев Б.С., Колякин Н.Н. О роли антропоических факторов в изменении распределения и численности некоторых видов пресмыкающихся на севере Нижнего Поволжья // Региональные эколого-фаунистические исследования как научная основа фаунистического мониторинга, охраны и рационального использования животных, 1990. С. 81–83.
11. Кубанцев Б.С., Колякина Н.Н. Изменения в составе, распределении и численности пресмыкающихся и млекопитающих в Волгоградской области во второй половине XX века // Проблемы природопользования и сохранения биоразнообразия в условиях опустынивания: Материалы Межрегиональной научно-практической конференции, 18-20 октября 2000г. Волгоград: изд. ВНИАЛМИ, 2000. С. 8–11.
12. Старков В.Г. Рубежи распространения змей в среднем течении р. Дон // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии, 1996. С. 51–54.
13. Табачишин В.Г., Табачишина И.Е., Завьялов Е.В. Современное распространение и некоторые аспекты экологии гадюки Никольского на севере Нижнего Поволжья // Поволж. экол. журн., 2003. № 1. С. 82–86.
14. Табачишина И.Е. Эколого-морфологический анализ фауны рептилий севера Нижнего Поволжья: диссертация ... кандидата биологических наук: 03.00.16 Саратов, 2004 182 с.
15. Шляхтин Г.В., Голикова В.Л. Методика полевых исследований экологии амфибий и рептилий. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1986. 78 с.
16. Milto K.D., Zinenko O.I. Distribution and Morphological Variability of *Vipera berus* in Eastern Europe // Herpetologia Petropolitana: Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. St. Petersburg, 2005. P. 64–73.
17. Tabatschischina I.E., Tabatschischin W.G., Sawjalow E.W. Wachstumsdynamik bei *Vipera nikolskii* im Gebiet Saratow // Mauritiana (Altenburg), 2002. 18 (2002) 2. S. 203–206.
18. Shlyakhtin G.V., Tabachishina I.E., Tabachishin V.G., Zavialov E.V. Growth dynamics of Forest-steppe viper (*Vipera nikolskii*) in the Low-Volga region (Russia) // Programme and abstracts of 12 Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica (SEH). Saint-Petersburg, 2003. P. 147–148.

**АНАЛИЗ РАСПРОСТРАНЕНИЯ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ
КОМПЛЕКСА *DAREVSKIA (CAUCASICA)*
(ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ ПРОГРАММЫ MAXENT)**

И.В. Доронин

*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия
ivdoronin@mail.ru*

**THE ANALYSIS OF DISTRIBUTION OF ROCK LIZARDS
OF *DAREVSKIA (CAUCASICA)* COMPLEX
(USING THE MAXENT PROGRAM)**

I.V. Doronin

Zoological Institute of the RAS, St. Petersburg, Russia

Анализ исследований систематики и распространения скальных ящериц комплекса *Darevskia (caucasica)* свидетельствует о необходимости их дальнейшего изучения. В литературе имеется значительный объем информации, позволяющий обрисовывать ареал каждого из таксонов комплекса: *D. alpina* (Darevsky, 1967) известна от горы Эльбрус на востоке до горы Хуко на западе; крайней северо-западной точкой ее обнаружения считается гора Житная в Краснодарском крае (Даревский, 1967; Туниев и Туниев, 2007, 2012). Южная граница распространения проходит по территории Абхазии, где относительно недавно были сделаны новые находки этой ящерицы (Туниев, 2004, 2005). Лишь в 2013 г. была опубликована информация о нахождении *D. alpina* в Закавказье на территории Южной Осетии (Доронин, 2013). *D. caucasica caucasica* (Méhely, 1909) широко распространена на северных и южных склонах Главного Кавказского хребта от Эльбруса на западе до северо-восточного Азербайджана и гор внутреннего Дагестана на востоке (Даревский, 1967; Ананьева и др., 2004). Узкоареальный подвид *D. caucasica venedica* (Darevsky et Roitberg, 1999) был известен из буково-грабовых лесов, вторичных послелесных и субальпийских лугов в бассейнах р. Хулхулау и, вероятно, р. Басс, к северу от Андийского хребта на территории Веденского р-на Чечни, где был выявлен факт ее симбиотопии с *D. daghestanica* (Darevsky, 1967) (Darevsky and Roitberg, 1999; Лотиев, Доронин, 2011). Нами была опубликована информация о находке этого таксона в верховьях р. Фортанга в 5 – 7 км восточнее с. Верхний Алкун Ингушетии (Лотиев, 2007, 2009; Lotiev and Doronin, 2010; Лотиев и Доронин, 2011). Основной ареал *D. daghestanica* расположен в предгорном Дагестане, Чечне и Ингушетии. Изолированная популяция таксона известна с южного склона Главного Кавказского хребта в ущелье р. Большая Лиахви Южной Осетии (Даревский, 1967).

Исследователи комплекса *Darevskia (caucasica)* сталкиваются со сложной проблемой взаимоотношений *D. caucasica* и *D. daghestanica*, для которых известна обширная зона симпатрии с обнаружением возможных гибридных популяций (Даревский, 1967; Ройтберг, 1999; Мазанаева и Ильина, 2007; и др.). Это существенно затрудняет видовое определение и проведение границ ареалов форм. Если для северного склона Главного Кавказского хребта имеются достоверные данные по этому вопросу, то территория южного склона, особенно в пределах Азербайджана, остается практически неизученной.

Обозначенные проблемы могут быть разрешены с помощью современных геоинформационных систем (ГИС). Одной из наиболее признанных и популярных программ для построения карт потенциального распространения и выявления факторов, определяющих границы распространения видов, является Maxent (<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>).

Полевые наблюдения и сбор материала проводили в Российской Федерации на территории Краснодарского края, Кабардино-Балкарии, Карачаево-Черкесии и Адыгеи, а также в Республике Абхазия в 2004 г. и 2009–2013 гг. Наряду с анализом литератур-

ных источников был использован материал из коллекций Зоологического института РАН, Санкт-Петербург; Зоологического музея Московского государственного университета, Москва; Национального научно-природоведческого музея НАН Украины, Киев; Музея природы Харьковского национального университета им. В.Н. Каразина, Харьков (МПХНУ); Сочинского национального парка, Сочи; Зоологического музея Ставропольского государственного университета (= Северо-Кавказского федерального университета), Ставрополь; Музея геологии и зоологии Тамбовского государственного университета, Тамбов; Музея природы Биолого-географического факультета Абхазского государственного университета, Сухум. Кроме того, были учтены неопубликованные данные, полученные от респондентов. Всего в работе нами была использована информация по 424 точкам находок (на 1.10.2013) ящериц указанного комплекса (Рис. 1). При анализе распространения ящериц была использована программа Maxent 3.3.3k. Полученные ГИС-карты были импортированы и визуализированы в программе DIVA-GIS (www.diva-gis.org) (Hijmans et al., 2005).



Рис. 1. Точки находок представителей комплекса *Darevskia (caucasica)*, использованные при анализе в программе Maxent. Светлый круг – *D. alpina*; квадрат – *D. s. caucasica*; треугольник – *D. s. vedenica* (места находок обозначены соответствующей надписью и стрелками); черный круг – *D. daghestanica*. Знаком вопроса отмечены точки находок *D. caucasica* на территории Евлахского и Шамкирского р-нов Азербайджана (Искендеров, 2003), требующие проверки

D. alpina обнаружена на территории Абхазии (Гагрский, Гудаутский и Сухумский р-ны), России (Адыгея: Майкопский р-н; Кабардино-Балкария: Зольский и Эльбрусский р-ны; Карачаево-Черкесия: Зеленчукский, Карачаевский и Урупский р-ны; Краснодарский край: Апшеронский, Мостовской р-ны и г. Сочи) и Южной Осетии (Лениногорский р-н). Интересными являются данные по распространению вида на склонах Эльбруса. Исходя из имеющихся ранее точек находок, можно было бы предположить изоляцию популяций на склонах горы, однако обнаружение нами в 2013 г. популяции на северном склоне в урочище Джилы-Су говорит о распространении этой ящерицы вокруг Эльбруса без крупных дизъюнкций. Ядро ареала расположено в пределах Западного Кавказа, в частности на хребтах Аишха, Ачишхо, Бзыпском и Гагрском. На полученных ГИС-картах мы наблюдаем области, подходящие для обитания альпийской ящерицы, в Закавказье на территории Абхазии, где ее новые находки ожидаемы на Абхазском и Кодорском хребтах, и Грузии, где необходимы ее поиски в альпийской и субальпийской зонах на Рачинском, Лечхумском и Сванетском хребтах.

D. s. caucasica обнаружена на территории Азербайджана (Белоканский, Габалинский, Закатальский, Евлахский, Кахский, Кубинский, Кусарский, Исмаиллинский, Нухинский и Шамкирский р-ны), Грузии (Кахетия, Мцхета-Мтианети, Рача-Лечхуми и Квемо-Сванети, Самегрело – Земо-Сванети), России (Дагестан: Докузпаринский, Рутульский, Тляртинский и Цумадинский р-ны; Кабардино-Балкария: Черекский, Чегемский и Эльбрусский р-ны; Северная Осетия-Алания: Алагирский, Ирафский, Пригородный р-ны и г. Владикавказ; Ингушетия: Джейрахский и Сунженский р-ны) и Южной Осетии (Дзауский и Цхинвальский р-ны). Ядро ареала расположено в пределах Центрального Кавказа, в частности в Казбекско-Кельском вулканическом районе. В Закавказье, в отличие от Северного Кавказа, наблюдаются дизъюнкции ареала *D. s. caucasica* на территории Азербайджана.

D. s. vedenica – узкоареальный эндемик территории России (Ингушетия: Сунженский р-н; Чечня: Веденский р-н). На полученной ГИС-карте основное ядро ареала этого таксона расположено в пределах Ингушетии. Как и предполагалось нами ранее, ареал подвида разорван на два участка со своими ядрами. Новые находки ожидаемы в пределах Дагестана.

D. daghestanica обнаружена на территории Азербайджана (Габалинский р-н, а также Закатальский и Огузский р-ны, нуждающиеся в специальном изучении), России (Дагестан: Агульский, Акушинский, Ахвахский, Ахтынский, Ботлихский, Буйнакский, Гумбетовский, Гунибский, Дахадаевский, Докузпаринский, Казбековский, Карабудахкентский, Кулинский, Кумторкалинский, Курахинский, Лакский, Левашинский, Новолакский, Рутульский, Сергокалинский, Табасаранский, Тляртинский, Унцукульский, Хивский, Хунзахский, Цумадинский, Цунтинский, Чародинский, Шамильский р-ны и г. Махачкала; Северная Осетия-Алания: г. Владикавказ; Ингушетия: Джейрахский р-н; Чечня: Веденский, Итум-Калинский и Шатойский р-ны) и Южной Осетии (Дзауский р-н). Основное ядро ареала на ГИС-карте расположено в пределах Дагестана. Кроме того, самостоятельное ядро выявлено на севере Азербайджана, где ожидаемы новые находки вида. Примечательно, что из прогнозируемой области распространения выпала территория Южной Осетии. Современное состояние популяций вида здесь неизвестно.

На полученных картах мы наблюдаем перекрытие территорий прогнозируемого распространения таксонов комплекса. Как указывалось выше, есть информация о симпатрии *D. caucasica* с *D. daghestanica*. *D. alpina* считается изолированной от других представителей комплекса на большей части ареала. Наиболее близко ареалы этого вида соприкасаются с ареалом *D. caucasica* на склонах Эльбруса в Кабардино-Балкарии: для верховья Баксанского ущелья на юго-восточном склоне Эльбруса И.С. Даревский (1967) привел их смешанную популяцию с наличием «переходных» (т.е. гибридных) особей. В коллекции МПХНУ (коллекционный № 27191, 27262) хранится выборка (11 экз.) скальных ящериц, собранных в ур-ще Кюркютлю в долине р. Уллхурзук Карачаево-Черкесии на западном склоне Эльбруса и определенных как гибриды *D. alpina* и *D. caucasica* (Зиненко и Гончаренко, 2011). Однако наше изучение этих сборов не подтвердило гибридизацию: ящерицы однозначно были отнесены к *D. alpina*.

Автор искренне благодарен Н.Б. Ананьевой и Б.С. Туниеву за научное руководство, К.Ю. Лотиеву за помощь на всех этапах работы, В.Ф. Орловой, Е.М. Писанцу, И.Б. Доценко и А.И. Зиненко за возможность обработки герпетологических коллекций Зоологического музея Московского государственного университета, Зоологического музея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины и Музея природы Харьковского национального университета, всем респондентам за предоставленную информацию по находкам скальных ящериц. Особая благодарность С.Н. Литвинчуку и Е.А. Голыньскому за консультации при работе с программой Maxent и DIVA-GIS.

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Президента РФ (НШ 6560.2012.4) и гранта РФФИ (№ 12-04-00057-а). Работа проводилась при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации.

Список литературы

1. Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г., Даревский И.С., Рябов С.А., Барабанов А.В. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН, 2004. 232 с.
2. Даревский И.С. Скальные ящерицы Кавказа (Систематика, экология и филогения полиморфной группы кавказских ящериц подрода *Archaeolacerta*). Ленинград: Наука, 1967. 214 с.
3. Доронин И.В. Новые находки скальных ящериц рода *Darevskia* Arribas, 1997 (Sauria: Lacertidae) на Кавказе // Труды Зоологического института РАН. СПб., 2013. Т. 317, № 3. С. 282–291.
4. Зиненко А.И., Гончаренко Л.А. Каталог коллекций Музея природы Харьковского национального университета имени В.Н. Каразина. Рептилии (Reptilia): Клювоголовые (Rhynchoscephalia); Чешуйчатые (Squamata): Ящерицы (Sauria), Двуходки (Amphisbaenia). Харьков: ХНУ имени В.Н. Каразина, 2011. 100 с.
5. Искендеров Т.М. Современное состояние пресмыкающихся животных в аридных и семиаридных экосистемах северо-запада Азербайджана // Консервация Аридных и Семиаридных экосистем в Закавказье. Сборник Научных Трудов. Тбилиси: NACRES, 2003. С. 31–34.
6. Лотиев К.Ю. Кавказская ящерица (веденский подвид) *Darevskia caucasica vedenica* (Darevsky et Roitberg, 1999) // Красная книга Чеченской Республики. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Грозный: Южный издательский дом, 2007. С. 288–289.
7. Лотиев К.Ю. Ящерицы (Sauria) в Красной книге Чеченской Республики // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Самарская Лука. 2009. Т. 18, № 1. С. 91–95.
8. Лотиев К.Ю., Доронин И.В. Современная герпетология. Саратов, 2011. Т. 11, вып. 1/2. С. 48–54.
9. Мазанаева Л.Ф., Ильина Е.В. Высокогорные комплексы ящериц рода *Lacerta* в Дагестане // Горные экосистемы и их компоненты. Труды международной конференции 13-18 августа 2007 г. Ч. 2. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 134–137.
10. Туниев Б.С. Герпетофауна известняковых массивов междуречья Псоу-Бзыбь в Абхазии // Биологическое разнообразие Кавказа. Труды Третьей Международной конференции. Нальчик, 2004. Т. 1. С. 209–215.
11. Туниев Б.С. Герпетофауна Ричинского реликтового национального парка // Ричинский реликтовый национальный парк. Сочи: «Перспект», 2005. С. 95–105.
12. Туниев Б.С., Туниев С.Б. Западнокавказская ящерица *Darevskia alpina* (Darevsky, 1967) // Красная книга Краснодарского края (животные). Научн. ред. А.С. Замотайлов. Изд. 2-е. Краснодар: Центр развития ПТР Краснодарского края, 2007. С. 343–344.
13. Туниев Б.С., Туниев С.Б. Западнокавказская ящерица – *Darevskia alpina* (Darevsky, 1967) // Красная книга Республики Адыгея: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира: в 2 ч. – Издание второе. Ч. 2: Животные / Отв. ред. А.С. Замотайлов. Майкоп: ООО «Качество», 2012. С. 374.
14. Darevskij I.S. *Lacerta caucasica* Méhely, 1909 – Kaukasische Felseidechse // Böhme W. (Hrsg.). Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 2/I. Echsen II (Lacerta). Wiesbaden: AULA-Verlag, 1984. S. 238–239.

15. *Darevsky I. S., Roitberg E. S.* A new subspecies of the rock lizard *Lacerta caucasica* (Sauria, Lacertidae) from the south-east of Chechen Republic of the Caucasus // *Rus. J. Herpetol.* 1999. V. 6, № 3. P. 209–214.

16. *Hijmans R.J., Guarino L., Jarvis A.O., Brien R., Mathur P., Bussink C.* DIVA-GIS Version 5.2 Manual. 2005. 72 p.

17. *Lotiev K.J., Doronin I.V.* About systematic position and distribution of Caucasian Rock Lizard *Darevskia caucasica vedenica* (Darevsky et Roitberg, 1999) // 7th International Symposium on the Lacertids of the Mediterranean Basin (Palma, Balearic Islands, Spain, 06-09 September 2010). Programm. 2010. P. 47.

**МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ
ХАРАКТЕРИСТИКА ОЗЁРНЫХ ЛЯГУШЕК (*PELOPHYLAX RIDIBUNDUS*)
ИЗ ПЕНЗЕНСКОЙ ОБЛАСТИ**

М.М. Закс, Н.В. Быстракова, О.А. Ермаков, С.В. Титов
Пензенский государственный университет, Пенза, Россия
zaks.pnz@gmail.com

**MOLECULAR GENETIC AND MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS
OF MARSH FROGS (*PELOPHYLAX RIDIBUNDUS*) FROM THE PENZA REGION**

M.M. Zaks, N.V. Bystrakova, O.A. Ermakov, S.V. Titov
Penza State University, Penza, Russia

Исследования последнего десятилетия показали, что под названием озерная лягушка (*Pelophylax ridibundus*) скрываются несколько морфологически сходных видов. На территории нашей страны они изучены недостаточно, но по ряду различий среди них были выделены две формы – «западная» и «восточная» (Боркин и др., 2004). Молекулярно-генетические данные об обитании этих форм на территории России до настоящего времени ограничивались одной работой (Plötner et al., 2010), в которой показано, что «восточная» форма («*P. cf. bedriagae*»), за исключением случаев непреднамеренной интродукции, распространена до линии Волгоград–Уральск–Орск, а северо-западнее обитает «западная» форма (*P. ridibundus*).

На территории Пензенской области нами были обнаружены межпопуляционные отличия озерных лягушек по морфологическим и биоакустическим признакам (Закс, 2012; Ермаков и Закс, 2012), что позволило предположить обитание здесь двух разных форм этого вида. Предлагаемое сообщение посвящено молекулярно-генетической диагностике этих форм по данным анализа митохондриальной и ядерной ДНК (далее – мт- и яДНК) и поиску морфологических различий между ними.

Всего проанализированы 100 экз. озерной лягушки из 15 географических пунктов Пензенской области.

Молекулярно-генетический анализ. В качестве образцов тканей для выделения ДНК использовалась часть пальца передней конечности амфибий, взятая прижизненно и зафиксированная в 96% этаноле. ДНК выделяли по стандартной методике, включающей обработку додецилсульфатом натрия (SDS) и протеиназой К при 50°C с последующими фенольно-хлороформной очисткой и осаждением охлажденным абсолютным этиловым спиртом в сильно солевой среде (Sambrook et al., 1989).

Использовали 2 молекулярно-генетических маркера: для мтДНК – фрагмент первой субъединицы гена цитохром оксидазы (COI, «DNA barcoding»), для яДНК – интрон 1 гена сывороточного альбумина (SAI-1) (Plötner et al., 2009). В первом случае при помощи универсальных праймеров (Ivanova et al., 2007) амплифицировался фрагмент гена COI, методом секвенирования определялась его первичная структура, а затем по видоспецифичным заменам проводился скрининговый рестрикционный анализ, позволяющий определять принадлежность гаплотипов мтДНК к «восточной» или «западной» форме (Ермаков и др., в печати). Во втором случае, использовались праймеры из вышеуказанной работы (Plötner et al., 2009), а видоспецифичные замены для рестрикционной диагностики форм определялись по первичной структуре интрона 1 гена SA экземпляров *P. ridibundus* и *P. cf. bedriagae* (Plötner et al., 2012) из базы данных GenBank NCBI.

PCR-реакцию проводили в стандартной реакционной смеси в течение 30 циклов в обобщенном режиме: 94° С – 1 мин, 60° С – 1 мин, 72° С – 1 мин. Секвенирование проводили на автоматическом секвенаторе ABI 3500 (Applied Biosystems) на базе лаборатории молекулярной экологии и систематики животных Пензенского государственного

университета. PCR-фрагменты гидролизовали рестрикционными эндонуклеазами: *RsaI* (сайт GTAC) для гена COI мтДНК, *TasI* (AATT) и *TruI* (TTAA) для первого интрона гена SA яДНК. После рестрикции амплификационные смеси анализировали при помощи электрофореза в 6%-ном ПААГ с последующим окрашиванием бромистым этидием и визуализацией в УФ-свете.

Морфологический анализ. Измерялись следующие морфологические параметры: длина тела (L), длина головы (Lc), расстояние между глазами (Spoc), длина глаза (Lo), ширина головы (Ltc), длина бедра (F), длина голени (T), длина первого пальца задней конечности (Dp), длина внутреннего пяточного бугра (Ci), длина плюсны (дополнительной голени) (Cs) (Таращук, 1989). Полученные данные использовались для расчета относительных показателей – индексов пропорциональности: L/Ltc, L/T, L/Ci, Dp/Ci, T/Ci, Ltc/Ci, L/Lc, L/Spoc, L/F, L/Dp, L/Cs, F/T, которые обрабатывались статистическими методами (дискриминантный и кластерный анализ) в программе Statistica 6.0.

Общие генетические характеристики изученной выборки представлены в таблице 1. Выявлено, что в ее составе встречаются особи озерной лягушки как с гаплотипами «западной», так и «восточной» форм, а также экземпляры гибридного происхождения. К последним мы относили всех особей гетерозиготных по маркеру яДНК, а также экземпляры, совмещающие в своем генотипе маркеры разных видов.

При всех типах скрещиваний двух форм (гибриды первого, второго поколения, возвратные скрещивания и беккроссы) теоретически возможны шесть комбинаций генетических маркеров. Поскольку в исследованной выборке обнаружены все их возможные комбинации, можно предполагать, что процесс гибридизации происходил в течение нескольких лет, т.к. появление всех ожидаемых вариантов наиболее вероятно при скрещивании беккроссов между собой. Расчет ожидаемых частот встречаемости гибридов по уравнению Харди-Вайнберга для свободного скрещивания показал, что фактическое число гибридов не противоречит ожидаемому значению ($\chi^2=3.29$, $p=0.19$). Суммарная доля «чистых» особей с комбинацией маркеров *RR* или *BB* довольно низка на фоне большого количества гибридных сочетаний (22% против 78%), при этом и «чистые» особи могут быть результатом выщепления при скрещивании гибридных форм. Кроме того, нами показано расхождение данных, полученных при изучении мт- и яДНК. Если результаты анализа маркера мтДНК показали преобладание у изученных экземпляров митотипов «восточной» формы, то исследования маркера яДНК, напротив – преобладание гаплотипов «западной» формы (Табл. 1).

Таблица 1

Общие генетические характеристики озерных лягушек (n=100) из Пензенской области					
мтДНК – ген COI					
R 28%			B 72%		
яДНК – ген SA интрон 1					
R (RR) 73%		H (RB) 22%		B (BB) 5%	
Комбинация маркеров яДНК и мтДНК					
RR 19%	RB 54%	HR 7%	HB 15%	BB 3%	BR 2%

Примечание: R – аллели *P. ridibundus*, B – аллели *P. cf. bedriagae*, H – гетерозигота.

В дальнейшем был проведен статистический анализ морфологических признаков всех шести групп с различными комбинациями генетических маркеров. По результатам дискриминантного анализа видно: во-первых, значительное перекрытие эллипсов сравниваемых групп, во-вторых, эллипсы «чистых» экземпляров расположены практически полностью внутри зоны изменчивости «гибридов» в целом (Рис. 1А). Первая дискриминантная функция (DF1) описывает 68% общей дисперсии и показывает отно-

сительное увеличение размеров головы и отделов задней конечности. Данные кластерного анализа (Рис. 1Б) по координатам центроидов (DF1, DF2) объединяют гетерозиготных особей с различными типами мтДНК (*HB* и *HR*) с дистанцией 0,47, а также особей с гаплотипом яДНК «западной» формы (*RR* и *RB*) – дистанция 0,30. Евклидовы дистанции между ними и экземплярами с гаплотипами яДНК «восточной» формы (*BB* и *BR*) значительно больше – 0,74 и 1,71, соответственно. Однако небольшой объем выборки «чистых» особей и указанная выше возможность их гибридного происхождения за счет возвратных скрещиваний и беккроссов не позволяют нам делать выводы о наличии достоверных морфологических различий между «восточной» и «западной» формами озерных лягушек.

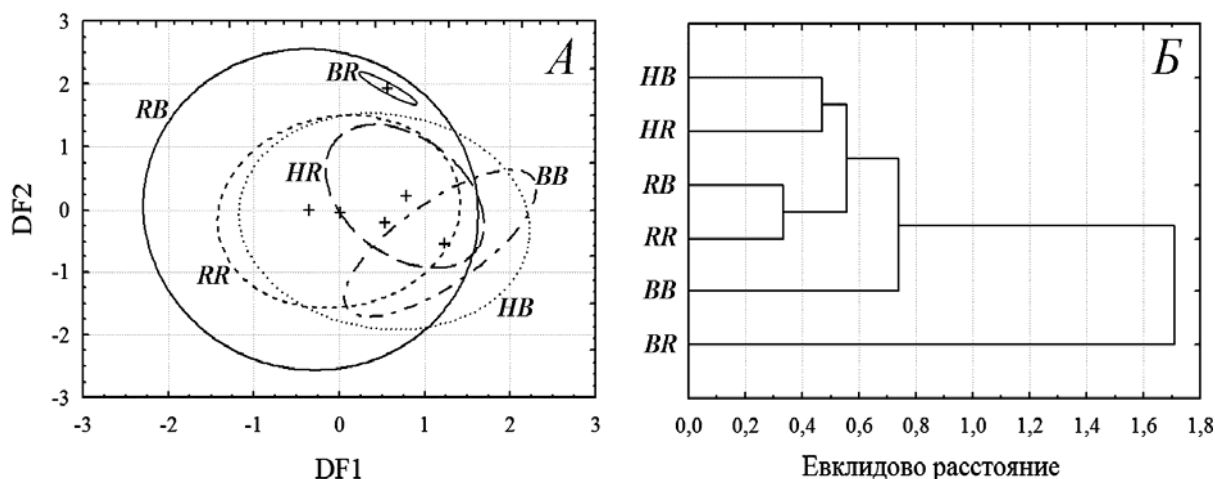


Рис. 1. Результаты дискриминантного анализа (А) и кластеризации координат центроидов эллипсов рассеивания (Б), характеризующие морфологические параметры генетически типированных озерных лягушек из Пензенской области (обозначения групп см. в Табл. 1)

Таким образом, результаты исследования позволили выявить на территории Пензенской области зону симпатрии двух генетически дифференцированных форм озерной лягушки, ранее известную лишь в Юго-восточной Европе и Прикаспии (Hotz et al., 2013). Данные по частотам генетических маркеров позволяют предполагать на изученной территории широкий процесс гибридизации, начало которого отследить по одномоментному временному срезу довольно трудно, и вероятное отсутствие отбора против гибридов. Для поиска морфологических различий между «западной» и «восточной» формами озерной лягушки необходим анализ выборок из «чистых» поселений расположенных вне зоны симпатрии.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 12–04–97073–р_поволжье_a) и в рамках реализации ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг. (№ 14.В37.21.0189).

Список литературы

1. Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Скоринов Д.В. О криптических видах (на примере амфибий) // Зоологический журнал, 2004. Т.83. № 8. С. 936–960.
2. Боркин Л.Я. Класс Амфибии, или Земноводные – Amphibia / Ананьева Н.Б., Боркин Л. Я., Даревский И.С., Орлов И.Л. Земноводные и пресмыкающиеся. М.: АВФ, 1998. С. 19–174.
3. Ермаков О.А., Закс М.М., Тутов С.В. Диагностика и распространение «западной» и «восточной» форм озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* s. l. в Пензенской области (по данным анализа гена COI мтДНК) // Вестник Тамбовского Университета. Серия: естественные и технические науки. № 6. (в печати).

4. Закс М.М. К вопросу о морфологических различиях популяций озерной лягушки (*Pelophylax (Rana) ridibundus*) Пензенской области // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского, 2012. № 29. С. 209–212.
5. Закс М.М., Ермаков О.А. Межпопуляционная изменчивость звукового сигнала озерной лягушки *Pelophylax (Rana) ridibundus* в Среднем Поволжье // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского, 2012. № 29. С. 213–215.
6. Таращук С.В. Схема морфометрической обработки представителей семейства настоящих лягушек // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся, 1989. С. 73–74.
7. Hotz H., Beerli P., Uzzell T., Guex G.D., Pruvost N.B., Schreiber R., Plötner J. Balancing a cline by influx of migrants: a genetic transition in water frogs of eastern Greece // J. Hered., 2013. V. 104(1). P. 57–71.
8. Ivanova N.V., Zemlak T.S., Hanner R.H., Hebert P.D.N. Universal primer cocktails for fish DNA barcoding // Molecular Ecology Notes, 2007. V. 7(4). P. 544–548.
9. Plötner J., Köhler F., Uzzell T., Beerli P., Schreiber R., Guex G.-D., Hotz H. Evolution of serum albumin intron-1 is shaped by a 5' truncated non-long terminal repeat retrotransposon in western Palearctic water frogs (Neobatrachia) // Molecular Phylogenetics and Evolution, 2009. V. 53. P. 784–791.
10. Plötner J., Uzzell T., Beerli P., Akin C., Bilgin C., Haefeli C., Ohst T., Köhler F., Schreiber R., Guex G-D., Litvinchuk S.N., Westaway R., Reyer H-U., Pruvost N., Hotz H. Genetic divergence and evolution of reproductive isolation in eastern mediterranean water frogs / M. Glaubrecht (ed.), Evolution in Action. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2010. P. 373–403.
11. Plötner J., Baier F., Akin C., Mazepa G., Schreiber R., Beerli P., Litvinchuk S.N., Bilgin C.C., Borkin L., Uzzell T. Genetic data reveal that water frogs of Cyprus (genus *Pelophylax*) are an endemic species of Messinian origin // Zoosyst. EV., 2012. V. 88(2). P. 261–283.
12. Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. Molecular cloning: a laboratory Manual, V. 3. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, N.Y. 1989.

**РЕПРОДУКТИВНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА,
SALAMANDRELLA KEYSERLINGII DYBOWSKY, 1870 (AMPHIBIA, HYNOBIIIDAE)
НА УРБАНИЗИРОВАННОЙ ТЕРРИТОРИИ**

Д.В. Змеева

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия
dashish@e1.ru*

**REPRODUCTIVE PARAMETERS OF SIBERIAN SALAMANDER,
SALAMANDRELLA KEYSERLINGII DYBOWSKI, 1870
(AMPHIBIA, HYNOBIIIDAE) IN URBAN AREAS**

D.V. Zmeeva

Institute of plant and animals ecology of the RAS, Ekaterinburg, Russia

С позиций эволюционной морфологии *Salamandrella keyserlingii* является уникальной моделью для выяснения ряда закономерностей формирования класса земноводных и тетрапод в целом (Vorobyeva, 1998). Данный вид относится к числу наиболее примитивных представителей низших наземных позвоночных, при этом имеет самый большой ареал обитания среди всех современных амфибий.

Углозуб обладает огромной пластикой морфогенеза, обнаруживая значительную толерантность к перепадам температур и выживаемость при очень низких температурах, вплоть до замерзания в ледовых толщах. В этой связи он характеризуется широкими возможностями к замедлению и ускорению индивидуального развития в зависимости от климатических условий года и региона (Берман, 2002). Плодовитость в разных частях ареала может сильно различаться, например, в окрестностях города Якутска среднее количество икринок в кладке – 112 (Ларионов, 1976), на Сахалине – 143,5–181,3 (Шурыгина, 1969; Басарукин и Боркин, 1984), в Пермской области – 143 (Болотников и др., 1977), в Магаданской области – 70,0-76,3 (Ищенко, Година и др., 1995), в Хабаровском крае – 63-141 (Тагирова, 1996).

Сибирский углозуб занесен в Красную Книгу Среднего Урала (категория IV, статус – малоизученный вид). Используется как биоиндикатор состояния окружающей среды, поэтому данное исследование является достаточно актуальным.

Целью данной работы был сравнительный анализ репродуктивных показателей сибирского углозуба в зависимости от состояния местообитания в градиенте антропогенной трансформации.

В исследовании были задействованы популяции *S. keyserlingii*, населяющие следующие лесопарки: Оброшинский, Шарташский, Калиновский, Юго-Западный, Шувакишский, Парк лесоводов России, а также популяции, населяющие зоны малоэтажной застройки (III зона): ост. Контрольная и район ул. Самолетной. Контрольный участок располагается на 23-м километре Режевского тракта.

Сбор материала осуществлялся вручную; визуально оценивали количество икринок в обоих мешках кладки, примерное количество кладок в водоеме, срок откладки икранных мешков (свежие кладки опалесцируют голубым цветом, более старые прозрачные и отличаются по размеру). Общая выборка с 1977 по 2010 гг., составила 2242 кладки. В анализе использованы многолетние данные В.Л. Вершинина (1990, 2009).

Степень асимметрии кладок сибирского углозуба вычисляли путем деления минимального числа икринок в одном из мешков на максимальное в другом мешке кладки (Басарукин и Боркин, 1984). Динамика распределения величины асимметрии кладок и общей плодовитости в исследуемых ландшафтах и кластерный анализ комплекса гидрхимических показателей выполнены в программе Statistica 8.0, Excel (Microsoft Office 7), LibreOffice 4.1.

Пробы воды на гидрохимические показатели среды брались после окончания икрометания и по завершении личинками метаморфоза из основных водоемов в разных точках лесопарков. Анализы выполнены в НИИ ВБАК (г. Екатеринбург).

Сибирский углозуб на территории г. Екатеринбурга населяет только лесопарковую полосу и как типично лесной вид, плохо переносит трансформацию мест обитания под действием антропогенных факторов (Вершинин, 1990). Плодовитость в различных водоемах в большей степени зависит от возрастной и размерной структуры популяции, и указывают на топографическую связь между ними. Уровень асимметрии в большей степени отражает состояние биотопа (его гидрохимические показатели и степень рекреационной нагрузки).

Кластерный анализ гидрохимических показателей нерестовых водоемов углозуба показал, что лесопарки по степени антропогенной трансформации могут быть разделены на три основные группы.

Оброшинский лесопарк характеризуется самым высоким содержанием сульфатов и хлоридов (чуть меньше в Юго-Западном лесопарке), а также очень высокой минерализацией. Что, возможно, объясняет отсутствие размножающихся особей в обследованных в 2010 году водоемах (найдена только одна кладка).

В зону оптимума, где все показатели имеют невысокие значения, будут входить следующие биотопы: Шувакишский, Калиновский лесопарк и контрольный участок на Режевском тракте. Животные, населяющие окраину Парка лесоводов России (граница с Самолетной), Шарташский лесопарки и участок в районе Контрольной составляют группу популяций, где очень высока антропогенная нагрузка, влияющая на процессы деструкции и деградации популяций.

Кластерный анализ многолетних подсчетов уровня асимметрии кладок *S. keyserlingii* показал, что лесопарки разбиваются на 3 кластера. К сильнооттрансформированным местообитаниям будет относиться биотоп в районе остановки Контрольной (к настоящему времени из-за развернувшегося строительства популяция уничтожена). К данному местообитанию Оброшинский лесопарк (химизм нерестовых водоёмов здесь возможно играет решающую роль).

Среднюю группу составляют: Юго-Западный, Калиновский, Шувакишский лесопарки. Парк лесоводов России и участок на Режевском тракте (видимо по причине небольшой выборки, а также восстановления после пожара) вместе с Шарташским лесопарком составляют отдельную группу. Шарташ характеризуется средним уровнем загрязнений, но большой рекреационной нагрузкой (для него показана корреляция между количеством яиц в кладках (плодовитость) и числом кладок (численностью размножающихся самок)).

Анализ распределения среднегодовых значений за многолетний (1977–2010 гг.) период выявил наличие смещения пика в сторону уменьшения количества икринок не только для деградированных и сокращающихся по численности популяций, но и в случаях, когда заметного падения численности не происходит (Рис. 1).

Так, в Калиновском и Шарташском лесопарках при анализе за 2008 г. внешне ситуация выглядит благополучно, однако распределение среднегодовых значений показывает о движении тренда в сторону уменьшения числа яиц в кладках, что говорит о процессах деградации местообитаний, а также о физиологическом состоянии репродуктивного ядра в популяциях. Что подтверждено нами в 2010 г. при анализе абсолютного количества яиц в кладке.

Среднее количество икринок на шнур во многом, отражает топографическую дистанционированность популяций и генетическую связь между ними. Режевской тракт, Калиновский, Шарташский лесопарки расположены с северо-восточной стороны городской агломерации и в прошлом составляли единый лесной массив, с востока находится Парк лесоводов России.

Северо-западную часть лесопаркового пояса составляют Шувакишский и Оброшинский лесопарки, с запада и юго-запада располагается Юго-Западный лесопарк, район ост. Контрольной также расположен в западной части лесопарковой зоны, местообитание по ул. Самолетной представляет собой сильно деградированный изолят на южной окраине города.

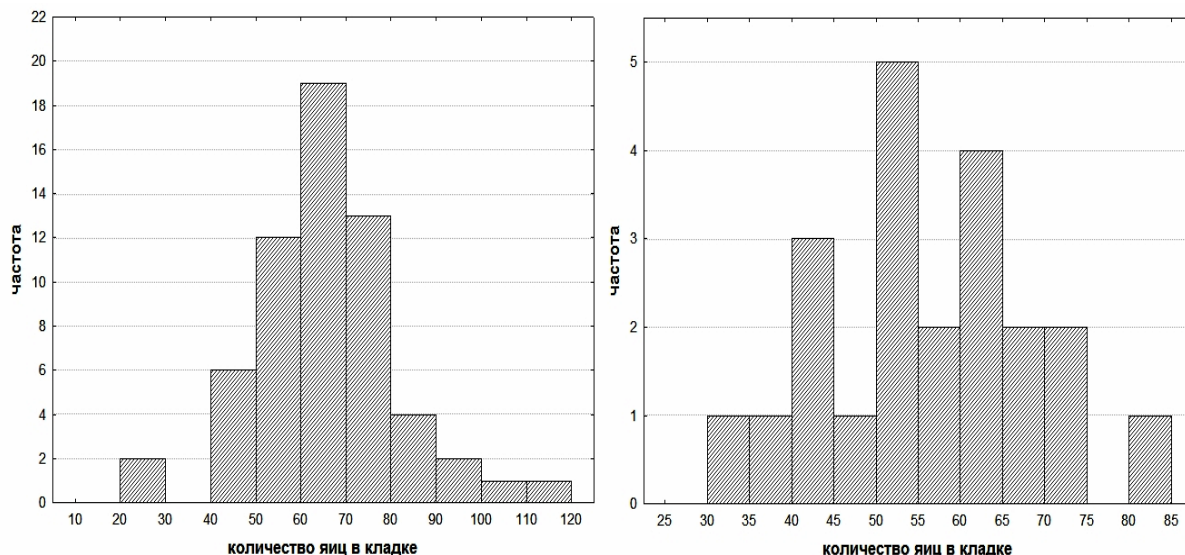


Рис. 1. А – Шарташский лесопарк (K-S $d=0,08916$, $p>0,20$; Lilliefors $p>0,20$);
Б – Контрольная (K-S $d=0,08570$, $p>0,20$; Lilliefors $p>0,20$)

Калиновский и Шувакишский лесопарки сформированы одинаковым типом леса, хотя и различаются между собой рельефом и биотопически. Для них исходно был характерен близкий уровень рекреационной нагрузки, т.е. изначально сформированный биотоп содержит в себе первоначально уникальную популяцию, которая в последствии будет адаптироваться к меняющимся условиям своего биотопа и будет отличаться от популяций других местообитаний, как по физиологическому, так и биохимическому состояниям, именно это возможно и отражает показатель репродуктивных способностей и разный уровень плодовитости в различных биотопах.

В лесопарковой зоне города существует устойчивый градиент, обусловленный степенью рекреационной нагрузки и загрязнения, который оказывает влияние на формирование популяционной специфики сибирского углозуба. Репродуктивные показатели популяций (среднее число икринок на шнур, асимметрия, дисперсия) отражают состояние репродуктивной системы самок. Специфика распределения среднегодовых значений позволяет обнаружить внутрипопуляционные тренды по данному показателю при условии проведения многолетних учетов, что дает возможность прогнозировать возможные негативные изменения репродуктивных параметров популяций. Так как вид включен в красную книгу, данные полученные нами, имеют практическое значение для осуществления мер по охране и поддержания уровня воспроизводства сибирского углозуба.

Список литературы

1. Басарукин А.М., Боркин Л.Я. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii* на острове Сахалин // Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. Л.: ЗИН АН СССР, 1984. С. 12–54.
2. Берман Д.И. Идеальный приспособленец, или адаптивная стратегия сибирского углозуба // Природа. 2002. № 10. С.62–65.

3. Берман Д.И., Дерепко М.В., Малярчук Б.А. и др. Генетический полиморфизм сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Caudata, Amphibia) в ареале и криптический вид углозуба *S. schrenkii* из Приморья // Докл. РАН, 2005. Т. 403, № 3. С. 427–429.
4. Болотников А.М., Шураков А.И., Хазиева С.М. О видовом составе, границах распространения и плодовитости амфибий Пермской области // Вопросы герпетологии: Реф. докл. IV Всесоюз. герпетол. конф. Л.: Наука, 1977. С. 39–40.
5. Бромлей Г.Ф., Васильев Н.Г., Харкевич С.С., Нечаев В.А. Растительный и животный мир Уссурийского заповедника. М.: Наука, 1977. 175 с.
6. Вершинин В.Л. Видовой комплекс амфибий в экосистемах крупного промышленного города // Экология, 1995. № 4. С. 299–306.
7. Вершинин В.Л. Методологические аспекты биоиндикационных свойств амфибий // Биоиндикация наземных экосистем: Сб. науч. докладов. Свердловск: УрО РАН СССР, 1990. С. 3–12.
8. Ищенко В.Г., Година Л.Б., Басарукин А.М., Куранова В.Н., Тагирова В.Т. Размножение // Сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870). Экология, поведение, охрана, 1995. М. С. 86–102.
9. Ларионов П.Д. Размножение сибирского углозуба в окрестностях Якутска // Зоол. Журн., 1976. Т. 55, вып.8. С. 1259–1261.
10. Поярков Н.А. Филогенетические связи и систематика хвостатых амфибий семейства углозубов (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) / Автореф. дис. ... кандидата биол. наук. М., 2010. 27 с.
11. Тагирова В.Т. Позвоночные Хабаровска и Хабаровского края (зоологический практикум). Хабаровск: ХГПУ, 1996. С. 1–6.
12. Шурыгина К.И. К биологии сибирского углозуба о. Сахалина // Вопр. биол., 1969. Вып. 2. С. 154–162.
13. Vorobyeva Emilia I., Hinchiffe Richard J. Phylogenetic variability and larval adaptations in the developing limbs of the Hynobiidae // Advances in Amphibian Res. in the Former Soviet Union, 1998. № 3. P. 21–34.

**О НОВЫХ НАХОДКАХ ТРИТОНА КАРЕЛИНА
(*TRITURUS KARELINII* STRAUCH, 1870) НА КАВКАЗЕ**

А.А. Кидов, К.А. Матушкина

*Российский государственный аграрный университет – Московская
сельскохозяйственная академия имени К.А. Тимирязева, Москва, Россия
kidov_a@mail.ru*

**ABOUT NEW FINDS OF THE KARELIN'S NEWT
(*TRITURUS KARELINII* STRAUCH, 1870) IN THE CAUCASUS**

A.A. Kidov, K.A. Matushkina

*Russian state agrarian university – Moscow agricultural academy named
after K.A. Timiryazev, Moscow, Russia*

Тритон Карелина, *Triturus karelinii* Strauch, 1879 на Кавказе достоверно известен из Краснодарского края, Адыгеи, Дагестана, Абхазии, Южной Осетии, Грузии и Азербайджана; находки вида в Ставропольском крае, Карачаево-Черкесии, Кабардино-Балкарии, Ингушетии и Чечне нуждаются в уточнении (Литвинчук и Боркин, 2009). Основная часть ареала этого тритона лежит в пределах лесного пояса предгорий и среднегорий, однако изолированные популяции реликтового происхождения известны из горно-ксерофитных степей и даже полупустынь (Кузьмин, 2012). На Северном Кавказе и в Восточном Закавказье распространение *T. karelinii* носит дизъюнктивный характер: отдельные популяции нередко отделены друг от друга десятками километров (Литвинчук и Боркин, 2009).

Настоящее сообщение содержит новые точки находок тритона Карелина на Кавказе, выявленные нами в результате полевых исследований в мае 2007 г. (Краснодарский край) и марте – апреле 2013 г. (Азербайджан).

9 мая 2007 г. в ручье у дороги на левом берегу р. Малая Лаба между поселками Никитино и Бурный (43°59'N, 40°42'E, 770 м н.у.м.) Мостовского района Краснодарского края нами был отловлен взрослый самец тритона Карелина. В этом же водоеме были также отмечены взрослые малоазиатские тритоны, *Ommatotriton ophryticus* (Berthold, 1846), кладки и личинки малоазиатской лягушки, *Rana macrocnemis* Boulenger, 1885. В окрестностях обследованного ручья были встречены: кавказская крестовка, *Pelodytes caucasicus* Boulenger 1896; восточная квакша, *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890; кавказская жаба, *Bufo verrucosissimus* (Pallas, 1814); озерная лягушка, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771); ломкая веретеница, *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758; артевская ящерица, *Darevskia derjugini* (Nikolsky, 1898); понтийская ящерица, *D. pontica* (Lantz et Cyren, 1919); скальная ящерица, *D. saxicola* (Eversmann, 1834); медянка, *Coronella austriaca* Laurenti, 1768; колхидский уж, *Natrix megalcephala* Orlov et Tuniyev, 1987. По литературным данным (Литвинчук и Боркин, 2009) ближайшими для приводимого нами локалитета точками находок тритона Карелина в Мостовском районе являются гора Ятыргварта, окрестности поселка Псебай (включая хребет Герпегем) и станица Бесленевская. Станица Каладжинская, указанная ранее (Литвинчук и Боркин, 2009) как одна из точек находок *Triton karelinii* для Мостовского района, относится к Лабинскому району Краснодарского края.

23 марта 2013 г. во время ночного маршрута в норе грызуна на левом берегу р. Пенсарчай в урочище Бозалынгя (38°33'N, 48°46'E, 30 м н.у.м.) в окрестностях селения Сиаку Астаринского района Азербайджанской республики нами была поймана полу-взрослая самка тритона Карелина. Поблизости от этой точки находки были встречены также: квакша Гумилевского, *Hyla orientalis gumilevskii* Litvinchuk, Borkin, Rosanov et Skorinov, 2006, талышская жаба, *Bufo eichwaldi* Litvinchuk, Rosanov, Borkin et Skorinov,

2008, зеленая жаба, *Pseudepidalea viridis* (Laurenti, 1768), озерная лягушка, гирканская лягушка, *Rana macrocnemis pseudodalmatina* Eiselt et Schmidtler, 1971, зеленобрюхая ящерица, *Darevskia chlorogaster* (Boulenger, 1908) и полосатая ящерица, *Lacerta strigata* Eichwald, 1831. Ранее в Астаринском районе *Triton karelinii* был отмечен в селениях Истису (Литвинчук и Боркин, 2009), Сым (Кидов и Сербинова, 2008) и Машхан (Алиев и др., 2002), а также на железнодорожной станции Камышевка (Литвинчук и Боркин, 2009) и в урочище Зарбюлюн (Кидов и Матушкина, 2012).

3 апреля 2013 г. под камнем на берегу ручья между селениями Мейсари и Бёюк-Хыныслы (40°39'N, 48°35'E, 770 м н.у.м.) Шемахинского района Азербайджана нами была поймана взрослая самка тритона Карелина. В непосредственной близости от этой точки находки нами были также отмечены: сирийская чесночница, *Pelobates syriacus* Boettger, 1889, восточная квакша, зеленая жаба, озерная лягушка, малоазиатская лягушка, средиземноморская черепаха, *Testudo graeca* Linnaeus, 1758, желтопузик, *Pseudopus apodus* (Pallas, 1775), средняя ящерица, *Lacerta media* Lantz et Cyren, 1920 и полосатая ящерица. Ранее тритон Карелина для Шемахинского района был указан А. М. Алекперовым (1978) из селений Чухурйурд и Кировка, а также оз. Улдуз в окрестностях г. Шемахи.

Авторы признательны Н.Г. Ганбарову (г. Астара, Азербайджан), В.В. Дернакову (г. Москва) и А.В. Тюкаеву (г. Москва) за помощь в проведении полевых исследований.

Список литературы

1. Алекперов А.М. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку: Элм, 1978. 264 с.
2. Алиев Т.Р., Литвинчук С.Н., Айдынов Т.Г. Новые места находок сирийской чесночницы на юго-востоке Азербайджана. *Pelobates syriacus*, Boett. 1899 // *Ekolojiya felsefe medeniyat. Elmi medaleler mecmuesi*. 30 bur. Bakı: Adiloglu nasriyati, 2002. S. 212–213.
3. Кидов А.А., Сербинова И.А. К биологии кавказской жабы, *Bufo verrucosissimus* (Pallas, [1814]) (Amphibia, Anura, Bufonidae) в Талышских горах // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Мат. III Всерос. конф. (Пушино, 27 янв.–1 февр. 2008 г.). Йошкар-Ола: МарГУ, 2008. С. 425–426.
4. Кидов А.А., Матушкина К.А. Постларвальный рост тритона Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) (Amphibia, Caudata: Salamandridae) в горах Талыша // Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия России и сопредельных стран: Сб. науч. тр. Вып. 8. Владикавказ: Изд-во СОГУ им. К. Л. Хетагурова, 2012. С. 46–50.
5. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 370 с.
6. Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я. Эволюция, систематика и распространение гребчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб: Европейский дом, 2009. 592 с.

**К РАСПРОСТРАНЕНИЮ ЭСКУЛАПОВА ПОЛОЗА
(*ZAMENIS LONGISSIMUS* (LAURENTI, 1768)) НА СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ
ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА НА КАВКАЗЕ**

*А.А. Кидов, А.Л. Тимошина, К.А. Матушкина, К.А. Африн, С.А. Блинова,
А.А. Бакшеева, Е.Г. Коврина*

*Российский государственный аграрный университет – Московская
сельскохозяйственная академия им. К.А. Тимирязева, Москва, Россия
kidov_a@mail.ru*

**NOTES ON DISTRIBUTION OF THE AESCULAPIAN SNAKE
(*ZAMENIS LONGISSIMUS* (LAURENTI, 1768)) ON THE NORTHWESTERN
PERIPHERY OF THE AREA IN THE CAUCASUS**

*A.A. Kidov, A.L. Timoshina, K.A. Matushkina, K.A. Afrin, S.A. Blinova,
A.A. Baksheyeva, E.G. Kovrina*

*Russian state agrarian university – Moscow agricultural academy
named after K.A. Timiryazev, Moscow, Russia*

Ареал эскулапова полоза, *Zamenis longissimus* (Laurenti, 1768) охватывает Южную и Центральную Европу от восточной части Испании на западе до Молдавии и Украинских Карпат на востоке, а также Кавказский экорегион и север Малой Азии (Туниев и др., 2009). На Кавказе распространение *Z. longissimus* представляет собой ряд изолятов, приуроченных к рефугиумам колхидских лесов, на периферии заходящих в средиземноморские формации (Туниев, 2005; Туниев и Туниев, 2006). На территории России расположена северо-западная часть кавказского ареала вида, охватывающая лесной пояс Черноморского побережья до высоты 600 м (Туниев, 2005; Туниев и Туниев, 2006), а локально – до 850 (река Ачипсе в Краснодарском крае) (Туниев, 1983) – 1400 м н.у.м. (Адыгея) (Туниев и Островских, 2012).

Северо-западная граница распространения, по мнению ряда авторов (Ананьева и др., 1998; Туниев и Туниев, 2006), проходит по широте г. Новороссийска или даже южнее – по Маркотхскому хребту (Туниев и др., 2009). В то же время известны многочисленные находки эскулапова полоза существенно севернее – с полуострова Абрау до р. Сукко на северо-западе (Островских и Мальчевская, 2007; наши данные).

Представления об ареале эскулапова полоза на Северном склоне Главного Кавказского хребта также варьируют в работах разных исследователей. Так, по данным, приводимым Ананьевой с соавторами (1998), *Z. longissimus* по предгорьям распространен от Новороссийска на восток, до Адыгеи. Ряд авторов указывает на находки этого вида в районе горы Папай (Туниев и Туниев, 2007) и в Адыгее (хребет Азиштау, 1400 м н.у.м.) (Туниев и Островских, 2012), считая последнюю реликтовым изолятом, приуроченным к Бело-Лабинскому рефугиуму Колхидской биоты (Туниев, 1990).

В настоящей работе приводится новая находка, уточняющая северо-западную границу распространения этого вида на Кавказе.

9 мая 2013 г. нами была отловлена взрослая самка эскулапова полоза в ущелье р. Убин (44°41'N, 38°31'E, 137 м н.у.м.) в окрестностях станицы Убинская Северского района Краснодарского края. Находка была сделана в молодом ежевичнике, *Rubus* под пологом леса с преобладанием клена плевого, *Acer campestre*.

В непосредственной близости от находки *Z. longissimus* нами были также отмечены: тритон Ланца, *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff, 1914); малоазиатский тритон, *Ommatotriton ophryticus* (Berthold, 1846); восточная квакша, *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890; кавказская жаба, *Bufo verrucosissimus* (Pallas, 1814); озерная лягушка, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771); малоазиатская лягушка, *Rana macrocnemis* Boulenger, 1885; ломкая вер-

теница, *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758; ящерица Браунера, *Darevskia brauneri* (Mehely, 1909); понтийская ящерица, *D. pontica* (Lantz et Cyren, 1919); прыткая ящерица, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758; колхидский уж, *Natrix megaloccephala* Orlov et Tuniyev, 1987; водяной уж *N. tessellata* (Laurenti, 1768).

Возможно, эскулапов полоз локально проникает на Северный макросклон Главного Кавказского хребта по водоразделу рек Пшава и Убин. В то же время, учитывая сплошное распространение многих других представителей колхидской эколого-фаунистической группы (*L. lantzi*, *O. ophryticus*, *Pelodytes caucasicus* Boulenger 1896, *B. verrucosissimus*, *D. brauneri*, *N. megaloccephala*) на Северном Кавказе существенно восточнее (Кидов, 2009; Кузьмин, 2012), весьма вероятны будущие находки *Z. longissimus* в лесном поясе предгорий и среднегорий до верхнего течения рек Малая Лаба и Большая Лаба.

Список литературы

1. Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: АБФ, 1998. 576 с.
2. Кидов А.А. Кавказская жаба *Bufo verrucosissimus* (Pallas, [1814]) (Amphibia, Anura, Bufonidae) в Западном и Центральном Предкавказье: замечания к распространению и таксономии // Научные исследования в зоологических парках. Вып. 25. М.: Московский зоологический парк, 2009. С. 170–179.
3. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 370 с.
4. Островских С.В., Мальчевская А.А. Распространение и некоторые аспекты морфологии эскулапова полоза *Elaphe longissima* (Laurenti, 1768) на Северо-Западном Кавказе // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 10. Тольятти, 2007. С. 111–115.
5. Туниев Б.С. Герпетофауна / Рицинский реликтовый национальный парк (монография по материалам комплексной экспедиции). Сочи: Проспект, 2005. С. 95–105.
6. Туниев Б.С. Герпетофауна уникальных колхидских лесов и ее современные рефугиумы // Почвенно-биогеоценологические исследования на Северо-Западном Кавказе: Сб. науч. тр. Пушино, 1990. С. 55–70.
7. Туниев Б.С. Герпетофауна южной части Кавказского государственного заповедника // Охрана реликтовой растительности и животного мира Северо-Западного Кавказа: Сб. науч. тр., 1983. С. 84–94.
8. Туниев Б.С., Островских С.В. Эскулапов полоз – *Zamenis longissimus* (Laug., 1768) / Красная книга Республики Адыгея: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животного и растительного мира: в 2 ч. Ч. 2: Животные. Майкоп: Качество, 2012. С. 245.
9. Туниев Б.С., Туниев С.Б. Герпетофауна Сочинского национального парка // Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, зоологические исследования Сочинского национального парка – первые итоги первого в России национального парка: Монография. М.: Престиж, 2006. С. 195–204.
10. Туниев Б.С., Туниев С.Б. Полоз эскулапов / Красная книга Краснодарского края (животные). Краснодар: Центр развития ПТР Краснодарского края, 2007. С. 348–349.
11. Туниев Б.С., Орлов Н.Л., Ананьева Н.Б., Агасян А.Л. Змеи Кавказа: таксономическое разнообразие, распространение, охрана. СПб. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 223 с.

**К ИЗУЧЕНИЮ РЕПРОДУКТИВНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК
ЧЕСНОЧНИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ, *PELOBATES FUSCUS* (LAURENTI, 1768)
В КАЛУЖСКОЙ ОБЛАСТИ**

В.А. Корзиков
Калужский государственный университет, Калуга, Россия
korzikoff_va@mail.ru

**ON THE FECUNDITY OF *PELOBATES FUSCUS* (LAURENTI, 1768)
IN KALUGA REGION**

V.A. Korzikov
Kaluga Tsiolkovsky State University, Kaluga, Russia

Территория Калужской области входит в состав двух геоботанических подзон: хвойно-широколиственных лесов (северо-запад области) и широколиственных лесов (в центр и юго-восток области), определенных преимущественно границей распространения последнего Московского оледенения (Физ. география ..., 2003). В 2007, 2010, 2011 гг. в двух точках области, относящихся к этим двум подзонам: на северо-западе (материковый суходольный луг, окр. д. Суковка Юхновского района: 54°44'55,51"N 35°08'0,15"E) и в 80 км к юго-востоку от первой точки (материковый суходольный луг, окр. с. Корекозево Перемышльского района: 54°18'21,4"N 36°10'57,1"E) в конце августа – конце октября были отловлены самки чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768)).

Материал был зафиксирован в 4% растворе формальдегида. Массу печени (П) и сердца (С) измеряли с точностью до 0,001 гр. Расчет величины репродуктивного усилия вычисляли по формуле: $E = F * D^3 / SVL^3 * 1000$, где F – общее число яиц; D – диаметр яйца, мм, SVL – длина особи, мм (Ляпков и др., 2007). Анализ данных и построение графиков были сделаны с помощью программы Microsoft Excel.

Таблица 1

Репродуктивные характеристики самок обыкновенной чесночницы из Калужской области

Показатели	Суковка n = 25	Желохово n = 15	В целом для Калужской области
L., мм	47,29±3,19	48,74±2,74	47,83±3,07
Min-max	38,59-51,49	44,20-53,30	38,59-53,30
F, шт.	822±167	1102±300	927±261
D, мм	1,19±0,37	1,41±0,20	1,36±0,29
П, г.	0,732±0,216	0,802±0,246	0,759±0,228
С, г.	0,132±0,034	0,140±0,039	0,135±0,035
E	26,60±5,63	25,16±13,20	26,06±9,09
r L. и F	0,29	0,01	0,24
r L. и D	0,31	-0,23	-0,09
r L. и E	-0,44	-0,47	-0,41
r E и F	0,52	0,33	0,28
r П и F	0,47	0,31	0,39
r П и D	0,25	-0,42	-0,20
r П и E	0,04	-0,35	-0,12
r С и F	0,09	0,28	0,22
r С и D	0,48	-0,47	-0,10
r С и E	0,03	-0,21	-0,12

Обозначения: r – корреляция, F, D, П, С, E – см. обозначения в тексте.

Размер самок *P. fuscus* в Калужской области меньше, чем у близкого вида *P. vespertinus* (Pallass, 1771) (Litvinchuk et al., 2013), обитающего южнее: в Мордовии, где средняя длина составила – 52,7 мм (n=7) (Ручин и др., 2005) и в Саратовской области (39,7 – 54,8) (Ермохин и др., 2012).

В результате максимальное значение плодовитости (1438 яиц) чесночницы обыкновенной с территории Калужской области оказалось ниже по сравнению с Беларусью (1250–3100 яиц) (Drobenkov et al., 2005). У близкого вида *P. vespertinus* максимальная плодовитость выше: Татария (840–2576 яиц, n=15) (Гаранин, 1983), Саратовская область (366 – 2308 яиц, среднее – 946, n=170) (Ермохин и др., 2012).

Наименьшее количество яиц (449 шт.) обнаружено у самки длиной 53,30 мм, учтенной юго-востоке области, а у особи длиной 52,80 мм, учтенной там же, обнаружено максимальное количество яиц (1438 шт.).

Тем не менее в целом с увеличением размера возрастает и плодовитость. Для самок из Калужской области наблюдается слабая корреляция между размером особи и числом яиц ($r=0,24$). Корреляция между ($r=-0,09$) размером самок и размером их яиц была почти нулевой. Минимальный размер яйца – 1,13 мм наблюдался у самки длиной 44,20 мм учтенной на юго-востоке области. Максимальный размер яйца – 1,68 мм у самки длиной 46,21 мм, учтенной там же. Наименьшее значение репродуктивного усилия (8,85) было зафиксировано для самки длиной 53,30 мм, учтенной на юго-востоке области, наибольшее (66,62) – для самки длиной 46,21 мм, учтенной там же. Корреляция между репродуктивным усилием и длиной тела была отрицательной ($r=-0,41$). Это значит, что с увеличением размера самок репродуктивное усилие уменьшается.

Следует отметить, что наибольшая корреляция среди изученных признаков обнаружена между массой печени и числа яиц и составила $r=0,39$ (Рис. 1а). Между массой сердца и плодовитостью так же наблюдалась слабая положительная связь ($r=0,22$).

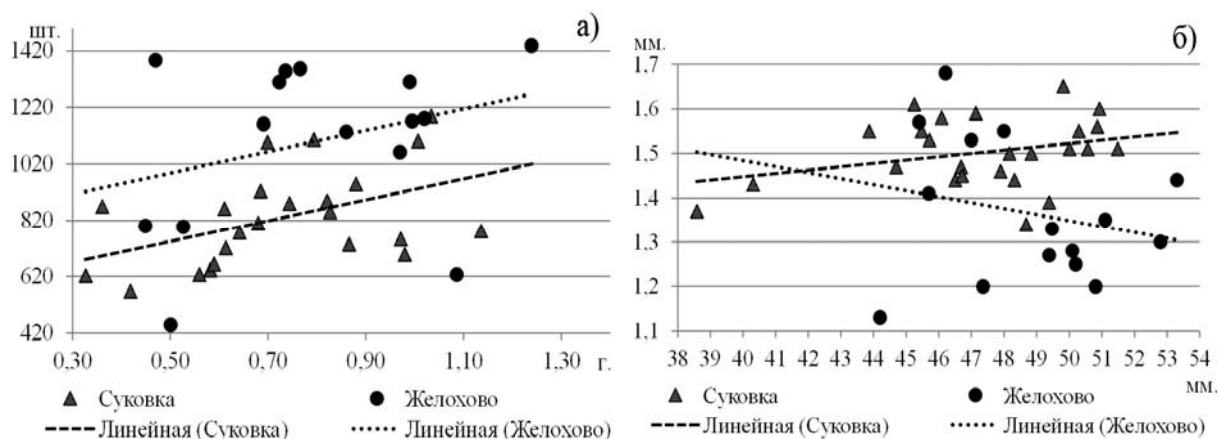


Рис. 1. Зависимости репродуктивных характеристик чесночницы обыкновенной на северо-западе (Суковка) и востоке (Желохово) Калужской области: а – между массой печени и плодовитостью; б – между размером и диаметром яиц.

Из изложенного следует, что средняя плодовитость, диаметр яиц, средняя масса печени и сердца выше на востоке области. Репродуктивное усилие чесночницы обыкновенной на северо-западе и востоке области различалось незначительно. Корреляции данных не совпадали в большинстве случаев между северо-западом и юго-востоком области, на юго-востоке области зависимости, часто были отрицательные (Табл. 1). Наибольшая разница между северо-западом и востоком области наблюдалась по корреляции, связанной с диаметром яиц (Рис. 1б). Одна из возможных причин уменьшения диаметра яйца с увеличением размера, массы печени и сердца чесночницы на юго-востоке области – аномальная жара 2010 г.

Список литературы

1. Гаранин В.И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука, 1983. 176 с.

2. Ермохин М.В., Табачишин В.Г. Сравнительная характеристика плодовитости самок *Pelobates fuscus* (Pallas, 1771) в различных популяциях долины р. Медведица (Саратовская область) // Вопросы герпетологии. Материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. Минск, 2012. С. 88–92.
3. Лянков С.М., Корнилова М.Б. Географическая изменчивость репродуктивных стратегий и половых различий по возрастному составу и темпам роста у *Rana temporaria* и *R. arvalis* // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія, 2007. Випуск 21. С. 63–67.
4. Ручин А.Б., Рыжов М.К. Амфибии и рептилии Мордовии: видовое разнообразие, распространение, численность. Саранск: Издательство Мордовского университета, 2006. 161 с.
5. *Физическая география и природа Калужской области*. Калуга: Издательство Н. Бочкарёвой, 2003. 272 с.
6. Drobenkov S.M., Novitsky R.V., Kosova L.V., Ryzhevich K.K., Pikulik M.M., 2005. Amphibian of Belarus. Praha: Pensoft Publish. 164 pp.
7. Litvinchuk S.N., Angelica Crottini, Silvia Federici, Philip De Pous, David Donaire, Franco Andreone, Miloš L. Kalezić, Georg Džukić, Lada G.A., Borkin L.J., Rosanov J.M. Phylogeographic patterns of genetic diversity in the common spadefoot toad, *Pelobates fuscus* (Anura: Pelobatidae), reveals evolutionary history, postglacial range expansion and secondary contact. // Org. Divers. EV., 2013. 433–451 pp.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК (*PELOPHYLAX ESCULENTUS* COMPLEX) НА ТЕРРИТОРИИ БЕЛАРУСИ

Е.А. Куликова¹, Е.А. Аксенова², Е.В. Корзун¹, М.Н. Колосков¹
¹ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам», Минск, Беларусь
Elen.Kulikova@gmail.com

²Институт цитологии и генетики НАН Беларуси, Минск, Беларусь
axenova_elena@mail.ru

THE DISTRIBUTION OF GREEN FROGS (*PELOPHYLAX ESCULENTUS* COMPLEX) IN BELARUS

E.A. Kulikova¹, E.A. Axenova², E.V. Korzun¹, M.N. Koloskov¹
¹The State scientific and production amalgamation «Scientific and practical center
of the National Academy of sciences of Belarus»
²Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of sciences of Belarus

На территории Беларуси обитают три вида комплекса европейских зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex): озерная (*P. ridibundus*, Pallas, 1771), прудовая (*P. lessonae*, Cramerano, 1882) и их гибридная форма – съедобная лягушка (*P. esculentus*, Linnaeus, 1758).

Почти все ранее полученные сведения о биологии и экологии зеленых лягушек в Беларуси основывались на определении их видовой принадлежности с помощью морфометрических признаков, установленных для популяций соседних территорий. Лишь для трех точек Беларуси, расположенных в окр. оз. Освейское (Верхнедвинский р-н), д. Ратомка (Минский р-н) и рыбхоза «Альба» (Несвежский р-н), видовая принадлежность зеленых лягушек была установлена с применением метода электрофореза альбуминов сыворотки крови (Пикулик, 1985). В первой точке отмечено обитание прудовой лягушки, во второй – озерной, а в третьей – прудовой и диплоидных особей съедобной лягушки.

Сведения о географическом распространении зеленых лягушек в Беларуси приведены в монографиях М.М. Пикулика (1985) и С.М. Дробенкова с соавторами (2006). В последней работе указаны размерные характеристики 288 особей съедобной лягушки, 259 прудовой и 810 озерной, а также приведены карты с точками находок трех видов зеленых лягушек. Авторы отмечают, что из 42 исследованных водоемов популяционные системы LRE типа характерны для 32% и были встречены в Березинском, Борисовском, Пружанском, Столинском, Житковичском и Мозырьском районах. Популяционные системы RE-типа отмечались в 8% местообитаний, в Миорском, Гродненском, Столинском и Речицком районах, LE-типа – в 52%, практически на всей территории республики.

Целью данного исследования являлось изучение географического распространения лягушек *Pelophylax esculentus* complex на территории Беларуси с использованием для видовой диагностики ДНК-анализа (метод ПЦР-ПДРФ).

Материал был собран в мае–августе 2012 г. на территории пяти областей республики: Брестской, Минской, Гомельской, Могилевской и Гродненской. Из каждого водоема для видовой идентификации брали от 1 до 13 экз. зеленых лягушек, в общей сложности обследованы 64 водоема. С помощью ДНК-анализа определена видовая принадлежность 109 особей *Pelophylax esculentus* complex. Видовую идентификацию проводили в лаборатории нехромосомной наследственности Института цитологии и генетики НАН Беларуси. Для определения использовали праймеры к консервативному домену длиной 271 п.о. в межгенном транскрибируемом спейсере 2 (ITS2) рибосомальной ДНК, отличающемся межвидовой изменчивостью и удобным для филогенетических исследований (Patrelle et al., 2011). Последовательность праймеров следующая– ITS2-WFL (5-TTCGTCCCCCGAAGGCCAGA-3), ITS2-WFR (5-CTTAAATTTCAGCGGGTTCGCC-3).

Группа *P. ridibundus* имеет в изучаемом домене ITS2 района гомологичный участок сайту узнавания эндонуклеазой KpnI, тогда как *P. lessonae* содержат последовательно-сти узнавания для ферментов HaeII и SmaI. *P. esculentus* содержат последовательности узнавания для обоих видов.

Результаты идентификации изученных зеленых лягушек представлены в таблице и на рисунке. В 29 обследованных водоемах отмечено обитание прудовой лягушки, в 16 – съедобной; совместное обитание прудовой и съедобной лягушки установлено для 16 водоемов, съедобной и озерной, озерной и прудовой, а также всех трех видов – для одного водоема.

Таблица 1

Точки находок зеленых лягушек *Pelophylax esculenta* complex, с идентифицированной при помощи метода ДНК-анализа (ПЦР-ПДРФ) видовой принадлежностью

Область	Район	Ближайший населенный пункт, тип водоема	Вид	Кол-во особей
Минская	Червенский	д. Клинок, рыбхоз «Волма», пруд	<i>P. lessonae</i>	1
			<i>P. ridibundus</i>	1
Минская	Червенский	д. Валевици, пруд	<i>P. esculentus</i>	1
Минская	Слуцкий	д. Придирки, д. Лядно, пруд	<i>P. lessonae</i>	1
Минская	Пуховичский	д. Моторово, пруд	<i>P. lessonae</i>	2
Минская	Пуховичский	д. Моторовщина, пруд	<i>P. lessonae</i>	2
Минская	Мядельский	п. Нарочь, пруд	<i>P. lessonae</i>	2
Минская	Мядельский	д. Симоны, пруд	<i>P. lessonae</i>	1
Минская	Мядельский	д. Воронцы, заболоченный пруд	<i>P. lessonae</i>	1
Минская	Мядельский	д. Кобыльники, пруд	<i>P. lessonae</i>	1
Минская	Мядельский	д. Тюкши, временный водоем	<i>P. esculentus</i>	1
Гродненская	Слонимский	г. Слоним, запруда р. Щара	<i>P. esculentus</i>	2
			<i>P. lessonae</i>	1
Гродненская	Слонимский	д. Едначи, д. Низ, старица р. Щара	<i>P. lessonae</i>	1
Гродненская	Слонимский	д. Завершье, запруда реки	<i>P. lessonae</i>	1
Гродненская	Слонимский	д. Гуменники, пруд	<i>P. esculentus</i>	1
			<i>P. lessonae</i>	1
Гродненская	Слонимский	д. Клепачи, оз. Бездонное	<i>P. esculentus</i>	1
Гродненская	Слонимский	д. Гоньки, пруд	<i>P. esculentus</i>	1
			<i>P. lessonae</i>	1
Гродненская	Слонимский	д. Суколье, старица р. Щара	<i>P. esculentus</i>	1
			<i>P. lessonae</i>	1
Гродненская	Слонимский	д. Ягнещицы, пруд	<i>P. esculentus</i>	1
Гродненская	Слонимский	д. Чемеры, пруд	<i>P. lessonae</i>	1
Гродненская	Слонимский	д. Рудня, мелиоративный канал	<i>P. esculentus</i>	1
Гродненская	Слонимский	д. Деревная, пруд	<i>P. esculentus</i>	1
Гродненская	Дятловский	д. Войневичи, пруд	<i>P. esculentus</i>	1
			<i>P. lessonae</i>	1
Гродненская	Щучинский	д. Острино, старица р. Щара	<i>P. lessonae</i>	1
Гродненская	Зельвенский	д. Елка, пруд	<i>P. esculentus</i>	1
Могилевская	Кличевский	д. Закупленье, затопленный песчаный карьер	<i>P. esculentus</i>	1
Могилевская	Кличевский	д. Свекрово, озеро	<i>P. esculentus</i>	1
			<i>P. lessonae</i>	1
Могилевская	Кличевский	д. Усакино, канава в лесу	<i>P. lessonae</i>	2
Брестская	Лунинецкий	Заказник «Средняя Припять», Эколого-просветительский центр, старица р. Припять	<i>P. esculentus</i>	1
Брестская	Лунинецкий	Заказник «Средняя Припять», Эколого-просветительский центр, пруд	<i>P. esculentus</i>	2
Брестская	Лунинецкий	г. Лунинец, пруд	<i>P. esculentus</i>	2
Брестская	Березовский	д. Высокое, временный водоем	<i>P. lessonae</i>	2
Брестская	Березовский	д. Высокое, р. Ясельда	<i>P. lessonae</i>	1

Область	Район	Ближайший населенный пункт, тип водоема	Вид	Кол-во особей
Брестская	Березовский	д. Здитово, временный водоем	<i>P. esculentus</i>	1
			<i>P. lessonae</i>	1
Брестская	Березовский	д. Здитово, торфоразработка, мелиоративный канал	<i>P. lessonae</i>	1
Брестская	Березовский	д. Спорово, оз. Споровское	<i>P. lessonae</i>	1
Брестская	Дрогичинский	д. Радостово, мелиоративный канал	<i>P. esculentus</i>	1
			<i>P. lessonae</i>	1
Брестская	Дрогичинский	д. Хомск, мелиоративный канал	<i>P. lessonae</i>	1
Брестская	Дрогичинский	д. Старомлыны, мелиоративный канал	<i>P. lessonae</i>	1
Брестская	Ивановский	д. Лядовичи, пруд	<i>P. lessonae</i>	1
Брестская	Ивановский	д. Лядовичи, мелиоративный канал	<i>P. lessonae</i>	1
Брестская	Ружанский	д. Юндылы, пруд	<i>P. lessonae</i>	1
Брестская	Барановичский	д. Новоселки, пруд	<i>P. esculentus</i>	1
			<i>P. lessonae</i>	1
Брестская	Кобринский	д. Повитье, пруд	<i>P. esculentus</i>	1
			<i>P. lessonae</i>	1
Брестская	Кобринский	Заказник «Званец», мелиоративный канал «Ольшево»	<i>P. lessonae</i>	1
Гомельская	Лельчицкий	п. Марковское, старица р. Уборть	<i>P. esculentus</i>	3
			<i>P. ridibundus</i>	4
			<i>P. lessonae</i>	6
Гомельская	Лельчицкий	д. Острожанка, пруд	<i>P. esculentus</i>	1
			<i>P. lessonae</i>	1
Гомельская	Петриковский	д. Першая Слободка, рыбхоз «Тремля», мелиоративный канал	<i>P. esculentus</i>	2
Гомельская	Ветковский	г. Ветка, центр города, пруд	<i>P. esculentus</i>	1
			<i>P. ridibundus</i>	1
Гомельская	Ветковский	г. Ветка, пруд у въезда в город	<i>P. esculentus</i>	1
Гомельская	Чечерский	д. Покоть, временный водоем	<i>P. lessonae</i>	1
Гомельская	Чечерский	д. Пехтерево, пруд	<i>P. esculentus</i>	1
			<i>P. lessonae</i>	3
Гомельская	Чечерский	д. Пехтерево, постоянный водоем в лесном массиве	<i>P. lessonae</i>	1
Гомельская	Чечерский	д. Беяевка, мелиоративный канал	<i>P. esculentus</i>	1
			<i>P. lessonae</i>	1
Гомельская	Чечерский	д. Сидоровичи, временный водоем	<i>P. esculentus</i>	1
			<i>P. lessonae</i>	1
Гомельская	Чечерский	д. Полесье, пруд	<i>P. lessonae</i>	1
Гомельская	Чечерский	д. Томино, временный водоем	<i>P. lessonae</i>	1
Гомельская	Добрушский	д. Марьино, пруд	<i>P. esculentus</i>	1
Гомельская	Добрушский	г. Добруш, мелиоративный канал	<i>P. lessonae</i>	1
Гомельская	Житковичский	д. Хвоенск, мелиоративный канал	<i>P. esculentus</i>	1
			<i>P. lessonae</i>	1
Гомельская	Житковичский	д. Озераны, временный водоем	<i>P. lessonae</i>	1
Гомельская	Житковичский	д. Пасека, заполненный водой песчаный карьер	<i>P. esculentus</i>	1
Гомельская	Кормянский	г. Корма, пруд	<i>P. lessonae</i>	1
Гомельская	Кормянский	г. Корма, пруд в городе	<i>P. esculentus</i>	2
			<i>P. lessonae</i>	4
Гомельская	Кормянский	д. Лубянка, пруд	<i>P. esculentus</i>	1

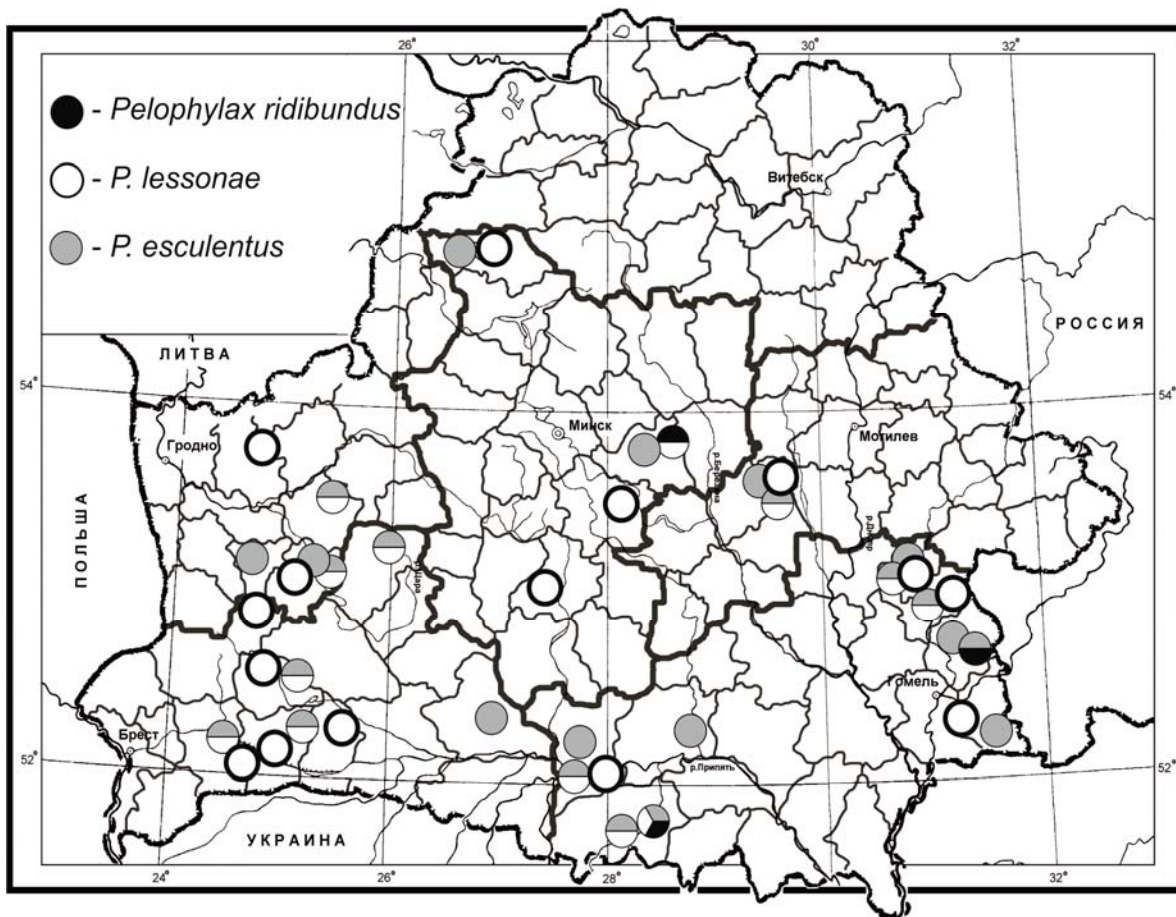


Рис. 1. Точки находок зеленых лягушек *Pelophylax esculenta* complex на территории Беларуси

Авторы выражают глубокую признательность кандидату биологических наук С. М. Дробенкову за консультацию при подготовке публикации.

Список литературы

1. Дробенков С.М., Новицкий Р.В., Пикулик М.М., Косова Л.В., Рыжевич К.К. Земноводные Беларуси: распространение, экология и охрана. Минск: Белорусская наука, 2006. 215 с.
2. Пикулик М.М. Земноводные Беларуси. Минск: Наука и техника, 1985. 190 с.
3. Patrelle C., Ohst T., Picard D., Pagano A., Sourice S., Dallay MG., Plötner J. A new PCR-RELP-based method for an easier systematic affiliation of European water frogs // Molecular Ecology Resources, 2011. № 11. P. 200–205.

**ОПЫТ РАЗВЕДЕНИЯ ГИГАНТСКОГО БРАЗИЛЬСКОГО УЖА,
HYDRODYNASTES GIGAS (DUMÉRIL, BIBRON ET DUMÉRIL, 1854)
В УСЛОВИЯХ ЕКАТЕРИНБУРГСКОГО ЗООПАРКА**

Ю.Г. Кутья

*Екатеринбургский зоопарк, Екатеринбург, Россия
possum85@mail.ru*

**THE EXPERIENCE OF BREEDING GIANT BRAZILIAN SNAKE,
HYDRODYNASTES GIGAS (DUMÉRIL, BIBRON ET DUMÉRIL, 1854)
IN EKATERINBYRG ZOO**

U.G. Kytua

Ekaterinburg zoo, Ekaterinburg, Russia

Семейство ужеобразных змей (Colubridae Oppel, 1895) – самое многочисленное. По современным представлениям, оно включает 297 родов и 1803 вида, что составляет почти 2/3 всех змей планеты (61,5% на уровне видов). Представители этой группы доминируют в фаунах змей практически всех континентов Земли (за исключением Австралии, где эту нишу заняли виды другого семейства змей – Elapidae F. Voie, 1827) (Дунаев и Орлова, 2003) Гигантский бразильский уж, или бразильский капюшонный уж, является одним из крупнейших представителей семейства ужеобразных. Некоторые экземпляры могут достигать длины до 3 м, средняя длина 2–2,5 м. Данный вид относится к подсемейству гладкозубых змей (Xenodontinae Cope, 1895), характерной особенностью которого являются сильно увеличенные верхнечелюстные зубы, которые, хотя и не имеют специальных каналов или борозд, способствуют проведению в рану секрета верхнечелюстных желез, глубоко вонзаясь в тело добычи при укусе. Голова укорочена, спереди закруглена, хорошо обособлена. В позе угрозы поднимает переднюю треть тела и раздувает шейный капюшон на подобие кобры, при этом часто, грозно шипя и совершая броски. У самцов окрас жёлто-коричневый с чёрными, неправильной формы пятнами или поперечными полосами. От глаза по бокам головы и шеи идёт чёрная полоса. Самки светло-коричневые с более бледным рисунком. Вид распространён в Бразилии, Восточной Боливии и Северной Аргентине. Встречается вблизи водоёмов во вторичных лесах, кустарниковых зарослях, пойменных лугах. Ведёт полуводный образ жизни. Питается в основном головастиками, лягушками, рыбой и другими водными животными. Яйцекладущий вид, самка может отложить до 40 яиц. Данный вид занесен в международную Красную книгу (Freiberg, 1982).

В Екатеринбургский зоопарк пара бразильских гигантских ужей прибыла в сентябре 2001 г. из Ленинградского зоопарка г. Санкт-Петербурга. Зарегистрированная дата вылупления: июнь 2001 г. За годы пребывания в зоопарке ужи сменили несколько террариумов.

С 2010 г. гигасы содержатся в террариуме из стекла с размерами 70x70x60 см. Террариум внутри разделен на 2 зоны: суша и бассейн. Бассейн занимает большую часть (около 60%), перегородка сделана из оргстекла и задекорирована камнем с бетоном. Глубина – около 5–7 см. Участок суши засыпан крупной кокосовой крошкой с сосновой корой. В качестве укрытия используют пластиковые емкости из-под торта с верхним входом, которые располагаются в холодном углу; внутри емкости лежит влажный мох – сфагнум (увлажняется ежедневно). Большую часть времени ужи предпочитают находиться в воде.

Освещение в террариуме осуществляется за счет люминесцентных ламп, в светильнике – одна лампа люминесцентная типа OSRAM и одна специальная ультрафиолетовая типа R.Glo 5.0. Продолжительность светового дня составляет 12 часов. В каче-

стве обогрева используются инфракрасные лампы ИКЗК на 150 Вт. В теплом углу температура держится в пределах 28 – 30 градусов. Ночная температура – в пределах 23 – 25 градусов. При низких температурах в осеннее – зимний период, для обогрева помещения, где содержатся животные, иногда используется тепловая пушка.

Для содержания данного вида требуется достаточно высокая влажность воздуха, в террариуме влажность держится в пределах 70–80 %. Необходимый уровень влажности достигается ежедневным 2-х кратным обрызгиванием стенок террариума и субстрата (кокосовые чипсы, сфагнум), а также за счет наличия достаточно просторного бассейна.

Основным кормом служат мыши-бегунки, кратность кормления раз в 10 дней. За одно кормление каждая змея съедает от 3 до 7 шт. мышей. Иногда дают опущенных крысят, а также озерных лягушек (*Pelophylax ridibundus*). *H. gigas* очень охотно поедает лягушек, но в последнее время возникли трудности с получением данного кормового объекта.

К настоящему времени информации по содержанию и разведению данного вида в условиях террариума, очень мало, вид изучен недостаточно хорошо. Начиная с 2007 г., у данной пары *H. gigas* наблюдалось регулярное спаривание. Кладки, как и спаривание, также были регулярными, но безрезультатными. В 2009 г. у самки при откладке яиц произошло выпадение клоаки, возможно, вызванное воспалением яйцевода. Воспаленный яйцевод был удален хирургическим путем. В 2011 г. при очередном спаривании у самца произошла травма одного из гемипенисов, в результате чего травмированный гемипенис был ампутирован, но, несмотря на все эти трудности, спаривания продолжались. Специальной подготовки к сезону размножения, кроме уменьшения светового дня, не проводилось. Возможно, что небольшие температурные колебания в осеннее – зимний период, также могут послужить стимулом к спариванию. Обычно активное спаривание наблюдается с конца ноября по январь, после линьки. Но также были замечены спаривания в период с апреля – мая по июнь. В сезон размножения у самки наблюдается повышенный аппетит. Следует отметить, что самец и самка содержатся практически круглый год вместе, что, возможно, влияет на регулярность кладок.

Копуляция обычно наблюдается в утренние часы, с 8:00 до 10:00, а также ближе к вечеру, с 16:00 до 19:00. Продолжительность копуляции по нашим наблюдениям может длиться от 30 минут до 2–3 часов. Ухаживания самца происходят достаточно активно, с покусыванием самки за спину и настойчивым преследованием.

После спаривания самка продолжает питаться в течение 15–25 дней, обычно в это время аппетит у самки повышается. Затем самка отказывается от пищи, часто в это время происходит линька. Беременность длится около 50–65 дней. Кладки у нашей пары немногочисленны, обычно 6–10 крупных белых яиц продолговатой формы, в плотной кожистой оболочке, чаще всего склеенных между собой. Длина яиц – 36–50 мм, диаметр 25–28 мм, взвешивание яиц не производилось.

15.02.2012 г. самка сделала кладку во мху. В ней были 6 крупных белых яиц, склеенных между собой. Яйца были помещены в инкубатор. Инкубирование яиц проводили на вермикулите при переменной температуре (27–29 градусов) без света, в течение 48–51 дня. Вылупление происходило с 3.04.2012 г. по 5.02.2012 г. Длина тела с хвостом у новорожденного *H. gigas* составляет 95–110 мм, масса тела – 15–25 г. Рисунок и цвет у малышек практически такой же, что и у взрослых, но более яркий. Первое кормление производили после первой линьки, примерно через 10 дней после вылупления. В качестве кормового объекта были предложены мелкие новорожденные мыши. Первое время малыши отказывались есть самостоятельно, поэтому мы кормили их принудительно раз в неделю, по одному голому мышонку с витаминами. Самостоятельно питаться большинство малышей начали только через 3,5–4 месяца. Некоторые малыши начали проявлять агрессию с первых дней, шипя и раздувая свой капюшон, но

были и такие, которые совершенно не проявляли агрессии к человеку. Сначала все неполовозрелые особи содержались вместе, но после случая каннибализма 3.06.2012 г., были рассажены.

Молодые змеи содержатся в пластиковых контейнерах и аквариумах на 20–30 л., в качестве подстилки используется белая бумага, в углу – кучка из мха, в противоположном углу расположен искусственный водоем. На 30.08.2013 г. размер молодых ужей: длина – 55–60 см, вес 135–145 г.

Список литературы

1. *Freiberg M.* Snakes of South America, T.F.NH. Publications, Hong Kong, 1982. 189 pp.
2. *Брем А.* Жизнь животных. Рептилии. М.: АСТ (комментарии Е.А. Дунаева), 2000. С. 348–649.
3. *Даревский И.С., Орлов Н.Л.* Редкие и исчезающие животные. Земноводные и пресмыкающиеся. М.: «Высшая школа», 1988.
4. *Дунаев Е.А., Орлова В.Ф.* Разнообразие змей (по материалам экспозиции зоологического музея МГУ). М.: Изд-во МГУ, 2003. С. 121–136.

**БИОТОПИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ И ЧИСЛЕННОСТЬ
ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ НАЦИОНАЛЬНОГО ПРИРОДНОГО ПАРКА
«ПОДОЛЬСКИЕ ТОЛТРЫ»**

А.О. Меликсетян

*Каменец-Подольский национальный университет имени Ивана Огиенка,
Каменец-Подольский, Украина
alenalacerta@gmail.com*

**HABITAT DISTRIBUTION AND ABUNDANCE OF REPTILES
IN THE NATIONAL ENVIRONMENTAL PARK «PODILSKIE TOLTRY»**

A.O. Meliksetyan

Ivan Ohienka Kamianets-Podilsky National University, Kamianets-Podilsky, Ukraine

Согласно литературным данным, на территории Национального природного парка «Подольские Толтры» встречаются 10 представителей класса Reptilia, которые относятся к 5 семействам. Emydidae представлены европейской болотной черепахой (*Emys orbicularis* L.), Anguillidae – ломкой веретеницей (*Anguis fragilis* L.), Lacertidae – зеленой ящерицей (*Lacerta viridis viridis* Laurenti), прыткой ящерицей (*Lacerta agilis agilis* L.) и живородящей ящерицей (*Zootoca vivipara* (Jacquin)), Colubridae – обыкновенным ужом (*Natrix natrix* L.), водяным ужом (*Natrix tessellata* Laurenti), эскулаповым полозом (*Zamenis longissimus* (Laurenti)) и обыкновенной медянкой (*Coronella austriaca* Laurenti), Viperidae – обыкновенной гадюкой (*Vipera berus berus* L.). На территории НПП «Подольские Толтры» прыткая и зеленая ящерицы, обыкновенный и водяной ужи многочисленны; черепаха болотная, ломкая веретеница, обыкновенная медянка и обыкновенная гадюка – редки, а живородящая ящерица и эскулапов полоз – не были найдены, хотя и отмечены для территории в литературе (Куриленко и Вервес, 1998; Любінська та ін., 1999).

Все виды рептилий, которые встречаются на этой территории включены в список Бернской конвенции (II Приложение), а зеленая ящерица, эскулапов полоз и обыкновенная медянка – в Красную книгу Украины (2009), что делает исследование их биотопической приуроченности и численности на природоохранной территории, актуальным.

Исследования биотопической приуроченности и численности рептилий проводили в период с апреля по август 2013 г. Учеты численности вели при благоприятных погодных условиях, которые способствуют активности рептилий в однородных биотопах, на линейных маршрутах протяженностью 1–5 км и шириной трасекты до 4 м., в следующих биотопах: широколиственных байрачных лесах (преимущественно вдоль опушек), степных и кустарниково-степных участках на склонах речных долин, овражно-балочных систем и толтр; поймах рек, включая акваторию; фруктовых садах на междуречьях; лесополосах, расположенных между сельскохозяйственными угодьями; деревнях; карьерах, в которых производится добыча известняка, и сельскохозяйственных угодьях. За период исследований пройдено 23 км линейных маршрутов. Также в работе использованы материалы прежних исследований территории и проведен опрос специалистов-зоологов НПП «Подольские Толтры» и К-ПНУ им. Ивана Огиенка.

Биотопическая приуроченность и численность рептилий

Болотная черепаха (Emys orbicularis). Местообитание болотной черепахи на территории НПП «Подольские Толтры» приурочено к водоёмам со стоячей водой и мелководных рек. Так, вид встречается в левобережных притоках Днестра, отдавая предпочтение тихим, глубоким затонам с медленным течением, илистым дном и пологими, подтопленными берегами. Также болотная черепаха встречается в системе мелиоративных каналов и водоёмах рыбных хозяйств. Численность болотной черепахи – 0,4–0,7 экз./км. Неод-

нократно болотных черепаха отмечали вдоль автомобильных дорог на междуречьях, что свидетельствует об их перемещении между водоёмами.

Ломкая веретеница (Anguis fragilis). Местообитания веретеницы приурочены к буково-грабовым, грабово-дубовым и грабовым байрачным лесам. Веретеница встречается преимущественно на лесных полянах и опушках, где численность вида составляет 0,3–0,8 экз./км. Отмечена высокая концентрация веретеницы на сенокосных лугах, которые граничат с лесами, где отмечена численность вида в 0,8–1,3 экз./га.

Зеленая ящерица (Lacerta viridis viridis) широко встречается в разнообразных биотопах, как естественных, так и антропогенных. Она отдает предпочтение открытым биотопам с наличием кустарниковой растительности, каменистых выступов и площадок, карьерам, что и сказывается на ее численности. Преимущественно зеленая ящерица встречается на степных и кустарниково-степных участках левобережных приток и непосредственно р. Днестр с выходами тортонских известняков и толтровой гряде, которая является собой окаменелый рифовый кряж, покрытый степной растительностью (Рис. 1).

Прыткая ящерица (Lacerta agilis agilis) как и ящерица зеленая, встречается в большинстве биотопов Национального природного парка «Подольские Толтры». Она менее требовательна к условиям обитания, чем зеленая ящерица, что сказывается на ее распространении и численности (Рис. 1).

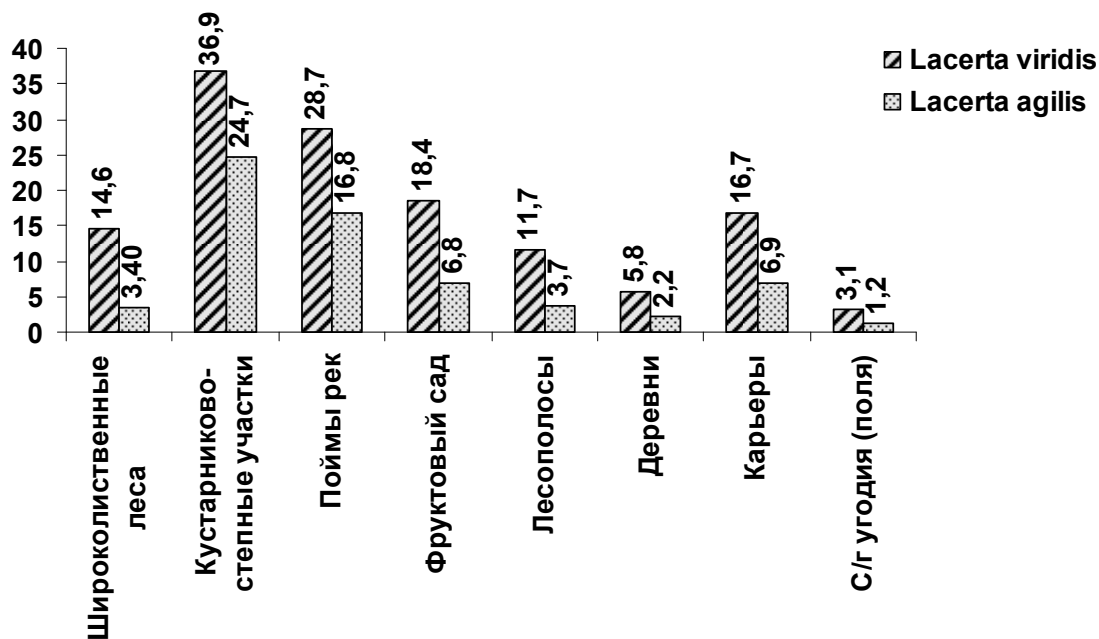


Рис. 1. Биотопическая приуроченность и численность зеленой (*Lacerta viridis viridis*) и прыткой (*Lacerta agilis agilis*) ящериц (экз./км) на территории НПП «Подольские Толтры»

Живородящая ящерица (Zootoca vivipara). Во время проведенных исследований живородящая ящерица не встречалась.

Обыкновенный уж (Natrix natrix) предпочитает увлажненные биотопы с густой кустарниковой растительностью; его места обитания приурочены преимущественно к поймам рек и лесным опушкам, где численность выше (Рис. 2).

Водяной уж (Natrix tessellata). Местообитания водяного ужа приурочены к водным биотопам, преимущественно поймам левобережных приток и непосредственно долине р. Днестр (Рис. 2). Отмечена высокая плотность водяного ужа в овражно-балочных системах на склонах речных долин, а также на каменистых стенках у кромки воды на р. Днестр и низовьях его приток, где численность вида может достигать 6,3–14,6 экз./км на маршруте.

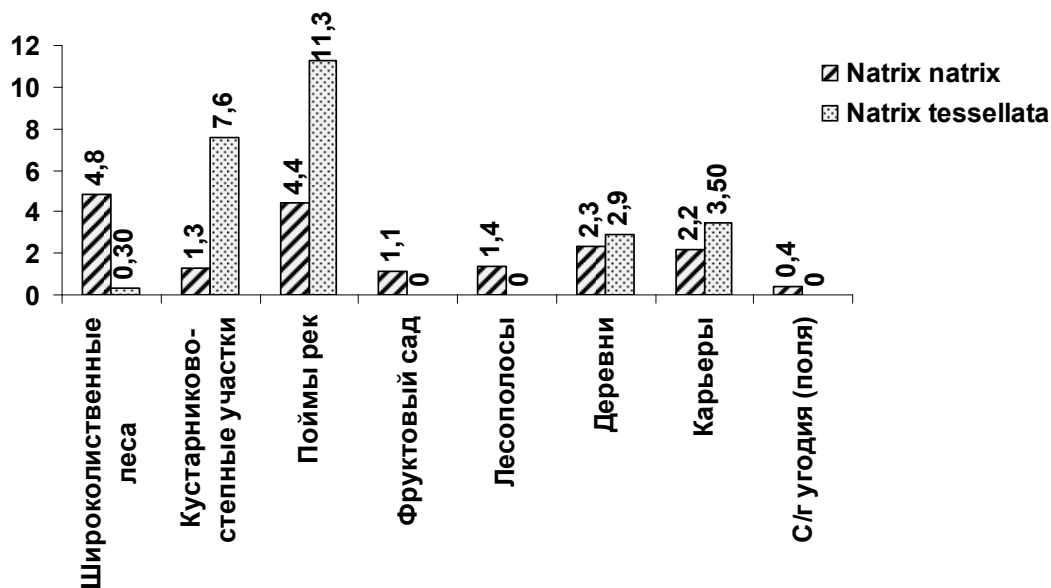


Рис. 2. Биотопическая приуроченность и численность обыкновенного (*Matrix natrix*) и водяного (*Matrix tessellata*) ужей (экз./км) на территории НПП «Подольские Толтры»

Эскулапов полоз (Zamenis longissimus). Во время проведенных исследований не был отмечен. Хотя, его встречали у западной границы парка, в долине р. Збруч (Матвеев М.Д., устное сообщ.), а также возможно, что эскулапов полоз встречается у южной границы парка, а именно – на скалистых, крутых берегах, покрытых густыми скалисто-дубовыми и кизилловыми лесными формациями. Это предположение основано на том, что эскулапов полоз встречается на противоположном берегу, в Черновицкой области, в похожих биотопах (Дребет М.В., устное сообщ.).

Обыкновенная медянка (Coronella austriaca) встречается на опушках байрачных лесов, степных участках и в поймах притоков р. Днестр. В большинстве случаев особей встречали на дорогах с мягким покрытием (грунтовые, дерновые). Численность вида невысока. Обычно на опушках она составляет 0,2–0,4 экз./км, на степных участках – 0,3–0,5 экз./км, в поймах рек – 0,4–0,6 экз./км.

Обыкновенная гадюка (Vipera berus berus). Единичные экземпляры гадюки отмечены на опушках байрачных лесов и поймах рек (Дребет М.В., Мартынюк В.Ю., устное сообщ.). Вид очень редок на территории НПП «Подольские Толтры».

Результаты проведенных исследований численности рептилий дают возможность утверждать, что за последние 15 лет на территории НПП «Подольские Толтры» их статус не изменился. Обращает на себя внимание высокая численность и видовое разнообразие пресмыкающихся в кустарниково-степных биотопах и в поймах речных долин, что делает эти территории ключевыми в охране и сохранении популяций рептилий.

Список литературы

1. Земноводні та плазуни України під охороною Бернської конвенції / Під ред. І.В. Загороднюка. Київ, 1999. 108 с.
2. Куриленко В.С., Вєрвєс Ю.Г. Земноводні та плазуни фауни України: Довідник-визначник. К.: Генеза, 1998. С. 114–198.
3. Любінська Л.Г., Ковальчук С.І., Матвєєв М.Д. Природні цінності Національного природного парку «Подільські Товтри». Кам'янець-Подільський, 1999. С. 52–58.
4. Парникова И.Ю., Годлевская Е.В., Шевченко М.С., Иноземцева Д.Н. Охранные категории фауны Украины / Под ред. Загороднюка И.В. Киев: Киевский эколого-культурный центр, 2005. 60 с.
5. Червона книга України. Тваринний світ / За ред. І.А. Акімова. Київ: Глобал-консалтинг, 2009. С. 387–397.

ТАКСОНОМИЯ И БИОГЕОГРАФИЯ ЯЩЕРИЦ АРАВИИ

Д.А. Мельников¹, Е.Н. Мельникова¹, Р.А. Назаров²

¹ Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия
melnikovda@yandex.ru

² Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия
r_nazarov@mail.ru

TAXONOMY AND BIOGEOGRAPHY OF ARABIAN LIZARDS

Daniel Melnikov¹, Ekaterina Melnikova¹, Roman Nazarov²

¹ Zoological Institute of the RAS, St. Petersburg, Russia

² Zoological Museum, Moscow State University, Moscow, Russia

Агамовые и гекконовые ящерицы вызывают интерес исследователей как уникальные для изучения проблем видообразования и биогеографии группы наземных позвоночных, ключевые для понимания происхождения и эволюции биоты в аридном поясе Палеарктики. Это такие роды аридных ящериц как *Phrynocephalus*, *Pseudotrapelus*, *Ptyodactylus* и *Trapelus*, в эволюции которых происходили дисперсионные и фрагментационные процессы в Северной Африке, Аравии, Передней и Центральной Азии.

Многочисленные роды равнинных агам *Trapelus* и *Phrynocephalus* – это широко распространенные группы ящериц с множеством жизненных форм, населяющих самые разные местообитания Ближнего Востока. В то время как агамы *Pseudotrapelus* и гекконы *Ptyodactylus* – это малочисленные реликтовые группы, тесно связанные в своем распространении с горными массивами (рефугиумами), часто симпатричны и даже синбиотопичны.

Роды *Phrynocephalus*, *Pseudotrapelus*, *Ptyodactylus* и *Trapelus* представляют собой важнейшие компоненты аридной биоты пустынь Ближнего Востока. Однако, вопрос о происхождении, родственных взаимоотношениях и таксономическом статусе целого ряда форм до настоящего времени остается неясным. За последние годы было описано значительное число новых видов агам и гекконов, в том числе с территории Ближнего Востока, которая считалась довольно хорошо изученной, благодаря классическим работам (включая монографии) американских коллег. К примеру, в результате ревизии гекконов рода *Hemidactylus* (Carranza and Arnold, 2012) было описано 9 новых видов с территории одного только Омана (южная Аравия).

За время полевых работ на территории Ближнего Востока (с 2008 г.) нами собран значительный материал по ящерицам семейств Agamidae и Gekkonidae, который лег в основу наших публикаций по этим группам. В результате лишь за последний год нами было описано 7 новых видов агам и гекконов: один вид *Phrynocephalus* (*Ph. ananjevae* Melnikov, Melnikova, Nazarov, Rajabizadeh, 2013), три вида *Pseudotrapelus* (*Ps. aqabensis* Melnikov, Nazarov, Ananjeva, Disi, 2012; *Ps. dhofarensis* Melnikov, Pierson, 2012; *Ps. jensvindumi* Melnikov, Ananjeva, Papenfuss, 2013) и три вида *Ptyodactylus* (*Pt. dhofarensis*, *Pt. orlovi*, *Pt. ananjevae* – все Nazarov, Melnikov, Melnikova, 2013), что существенно увеличивает представления об объеме этих групп. Так, род *Pseudotrapelus*, родственник африканским агамам, до наших исследований считался монотипическим, а род *Ptyodactylus* насчитывал всего 6 видов, описания еще целого ряда видов готовится нами к публикации. Кроме того, получены предварительные данные о филогенетических взаимоотношениях в этих группах (на основе мтДНК), истории их расселения (биогеографии) на рассматриваемой территории и связи с биогеографическими сценариями региона, считавшегося довольно хорошо изученным в герпетологическом отношении, что дополняет представления о формировании фауны Ближнего Востока.

Так, полученные нами предварительные данные по филогенетическим взаимоотношениям в родах агам *Pseudotrapelus* и гекконов *Ptyodactylus*, населяющих горные местообитания, довольно согласованы и указывают на древность южно-аравийских поселений этих групп ящериц (*Ps. dhofarensis* и *Pt. dhofarensis* - горная область Дофар на юге Омана). Сходные данные мы получили в результате исследования «аутгруппы» (равнинной и псаммофильной) рода *Phrynocephalus* – настоящая аравийская круглоголовка *Ph. arabicus* Anderson, 1894 распространена только на юге Аравии (Оман и Йемен) и она является сестринской линией к другим круглоголовкам этой группы, описанным в свое время как *Ph. nejdensis* Haas, 1957 и распространенным севернее (Саудовская Аравия, ОАЭ, Иордания, Кувейт). Переописание этого таксона, с первыми данными по филогенетическим взаимоотношениям в этой группе, а также описание нового вида из Ирана готовится к публикации. Мы предполагаем, что южная Аравия являлась древнейшим центром происхождения и разнообразия разных групп ящериц, из которого в последующем шло расселение и диверсификация представителей этих родов. Так, псаммофильный комплекс *Ph. arabicus sensu lato* в своем распространении на севере ограничен южной Иорданией (Вади Рам) и юго-западным Ираном (Ахваз), а оба петрофильных вида, *Ps. aqabensis* и *Pt. ananjevae*, доходят до южной Иордании, но очень локально и не связаны друг с другом – один рядом с Акабским заливом, второй на востоке - аль-Мудаввара (Рис. 1). В целом же гекконы рода *Ptyodactylus* распространились довольно широко – на запад до северной Африки и на восток до Пакистана.

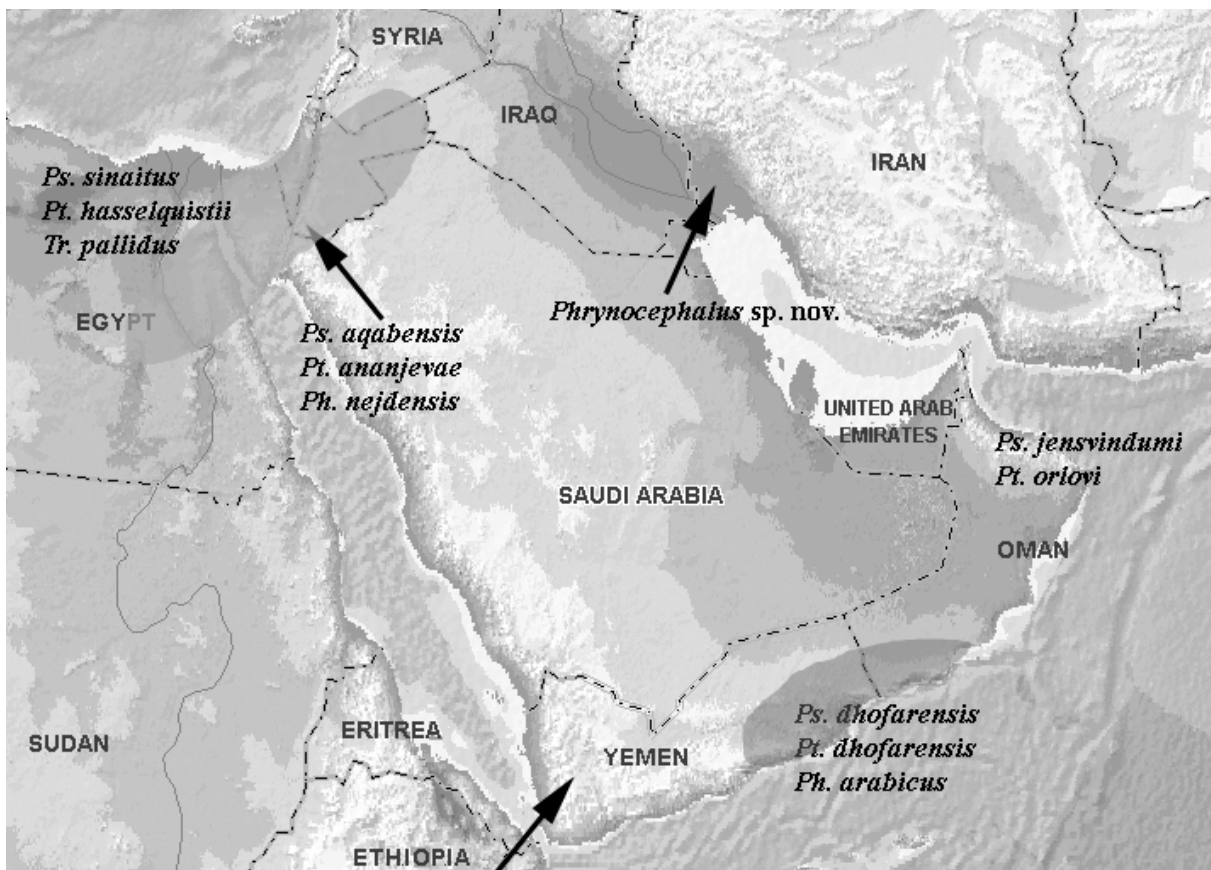


Рис. 1. Карта исследуемого региона с некоторыми зоогеографическими гипотезами: рефугиум древних форм агам и гекконов (темно-серая заливка на юге Аравии); ареалы видов, не соответствующие современным географическим преградам (светло-серая заливка); южный путь проникновения африканской фауны в Аравию и пути проникновения аравийской фауны на север (стрелки); на основании предварительных данных по агамам *Phrynocephalus*, *Pseudotrapelus* и гекконам *Ptyodactylus*, и их паразитов – клещей рода *Pterygosoma*

Также большой интерес представляют биогеографические связи Ближнего Востока и Африки. Так, на сегодняшний день остается всего лишь один вид агам, распространенный по обе стороны Красного моря – это синайская агама *Pseudotrapelus sinaitus*, которая, как было показано нами, является комплексом криптических видов (Melnikov et. al., 2011; Melnikov et. al., 2012a, b; Мельников и Мельникова, 2013; Melnikov et. al., 2013 a, b). Однако, связи африканских и синайских (и ближневосточных) поселений рода так и не были установлены, из-за отсутствия материала из Египта, в связи со сложившейся там сложной обстановкой. Такая же картина наблюдается и с исследованием широко распространенного рода агам *Trapelus* (по которому у нас накоплен значительный материал) – отсутствие данных по ключевой территории Египта. В результате наши западные коллеги (Wagner et. al., 2011), используя довольно спорный «египетский» материал, безосновательно разделяют реально существующие по обе стороны Красного моря таксоны на отдельные виды (например, *Trapelus pallidus* (Reuss, 1834), что позволяет им спекулировать на тему биогеографических границ между Африкой и Ближним Востоком. Однако, мы предполагаем что связи северо-африканской фауны с синайскими (и далее на восток с ближневосточными группами) более тесные, и целый ряд видов распространен от северной Африки на юго-западе исследуемой территории до Сирии и Иордании на северо-востоке через такие существенные барьеры как Акабский залив, Суэцкий залив, Красное море, Синайский полуостров (к примеру *Ps. sinaitus* (Heyden, 1827), *Pt. hasselquistii* (Donndorff, 1798), *Tr. pallidus*). В связи с этой важной зоогеографической гипотезой, нами в 2013 г. была совершена поездка на Синай и собран необходимый материал, предварительная обработка которого подтверждает наши предположения.

Сопоставление филогений ящериц и их паразитов – это новое оригинальное направление наших исследований, выполняемое совместно с , д.б.н., сотрудником лаборатории паразитологии ЗИН РАН А.В. Бочковым. Клещи семейства Pterygosomatidae (около 240 видов 10 родов) являются постоянными высоко специализированными эктопаразитами. Большинство паразитируют на ящерицах и живут под или между чешуями хозяев. Один базальный род *Pimeliaphilus* паразитирует на Членистоногих. Каждый вид клеща является паразитом только одного вида ящериц или группы близких видов, т.е. является видоспецифичным, что позволяет использовать это как дополнительный видовой признак. Перспективным направлением является использование данных по филогении клещей, постоянно паразитирующие на ящерицах в изучении филогении их хозяев, агамовых и гекконовых ящериц. Так, анализ групп видов клещей рода *Gekobia* позволил подтвердить гипотезу о монофилии гекконовой группы *Gekkonomorpha* (Bochkov and Mironov, 2000). Результаты наших исследований коэволюции клещей рода *Pterygosoma* и агам рода *Pseudotrapelus* были доложены на Втором международном симпозиуме по агамовым ящерицам De Agamis 2 (Melnikov and Bochkov, 2010). Нами был описан новый вид *Pterygosoma pseudotrapelus* (Bochkov, Melnikov, Nazarov, 2009) – паразит *Pseudotrapelus sinaitus*, в описании находятся новые виды *Pterygosoma* всех видов *Pseudotrapelus*, также мы располагаем значительным материалом по клещам родов *Trapelus* и *Ptyodactylus* (на представителях *Phrynocephalus* они не встречаются). Получены первые биогеографические данные – в печати находится описание двух новых видов *Pterygosoma* с двух недавно описанных нами аравийских агам – *Ps. aqabensis* и *Ps. dhofarensis*, паразиты которых оказались ближе к африканским клещам, чем к другим ближневосточным (Fajfer, Melnikov, в печати). Это согласуется с разрабатываемой нами гипотезой о южном пути проникновения африканской фауны в Аравию (через территорию современных Эфиопии-Сомали и Йемена).

Авторы выражают благодарность своим научным руководителям – Н.Б. Ананьевой, Н.Л. Орлову и Н.И. Абрамсон и своим коллегам по отделению герпетологии и лаборатории молекулярной Систематики за постоянную помощь и поддержку.

Особая благодарность сотрудникам Калифорнийской академии наук (California Academy of Sciences): Роберту Дрюсу (Robert C. Drewes), Дэвиду Блэкберну (David C. Blackburn), Йенсу

Виндуму (Jens V. Vindum) и Лорен Шайнберг (Lauren Scheinberg) – отделение герпетологии (Department of Herpetology), и Шарлотте Пфайфер (Charlotte Pfeiffer) – координатору исследовательских программ Лэйксайд Фаундейшн (Research Program Coordinator, Lakeside Foundation). А также сотрудникам Музея зоологии позвоночных г. Беркли (Museum of Vertebrate Zoology at Berkeley): Теодору Папенфуссу (Theodore J. Papenfuss), Кэрол Спенсер (Carol L. Spencer) и Джимми Макгуайру (Jimmy A. McGuire).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты РФФИ № 10-04-90784, № 12-04-00057-а), Программы поддержки ведущих научных школ (проект НШ 6560.2012.4) и Калифорнийской академии наук (Lakeside Foundation, fund number 4-6167-22-0314).

Список литературы

1. *Bochkov A.V., Mironov S.I.* Two new species of the genus *Geckobia* (Acari: Pterygosomatidae) from geckons (Lacertilia: Gekkonomorpha) with a brief review of host-parasite associations of the genus // Russian Journal of Herpetology, 2000. V. 7. № 1. P. 51–58.

2. *Bochkov A.V., Melnikov D., Nazarov R.* *Pterygosoma* (*Pterygosoma*) *pseudotrapelus* sp. nov. (Acariformes: Pterygosomatidae) – ectoparasite of *Pseudotrapelus sinaitus* (Squamata: Agamidae) from Jordan // Zootaxa, 2009. T. 2232. P. 61–68.

3. *Carranza S., Arnold E.N.* A review of the geckos of the genus *Hemidactylus* (Squamata: Gekkonidae) from Oman based on morphology, mitochondrial and nuclear data, with descriptions of eight new species // Zootaxa, 2012. T. 3378: P. 1–95.

4. *Fajfer M., Melnikov D.* Two new species of scale mites (Acari: Pterygosomatidae) from agamid lizards (Squamata: Agamidae), with a redescription of *Pterygosoma* cf. *adramitana* Jack, 1961 // Zootaxa, 2013 (in press).

5. *Melnikov D., Bochkov A.* Mites of the family Pterygosomatidae (Acari: Prostigmata) - permanent parasites of lizards and perspectives of their implication in inference of host phylogeny // Abstrs. of the Second Int. Symp. on Agamid lizards, Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia. August 16-20, 2010. P. 20–21.

6. *Melnikov D., Nazarov R., Disi A. M., and Ananjeva N. B.* How many species in the genus *Pseudotrapelus* (Agamidae)? New basal member from southern Jordan // Abstrs. of the Second Mediterranean Congr. of Herpetol. 23-27 May 2011, Marrakesh, Morocco. P. 65.

7. *Melnikov D., Nazarov R., Ananjeva N.B., Disi A.* A new species of *Pseudotrapelus* (Agamidae, Sauria) from Aqaba, southern Jordan // Russian Journal of Herpetology, 2012. V. 19. № 2. P. 143–154.

8. *Melnikov D., Pierson T.* A new species of *Pseudotrapelus* (Agamidae, Sauria) from Dhofar, Oman // Современная Герпетология, 2012. Т. 12. Вып 3/4. С. 143–151.

9. *Мельников Д.А., Мельникова Е.Н.* Таксономическое разнообразие «монотипического» рода *Pseudotrapelus* // Отчетная научная сессия по итогам работ 2012 г. Тезисы докладов, Санкт-Петербург, 2013. С. 23–24.

10. *Melnikov D., Ananjeva N.B., Papenfuss T.J.* A new species of *Pseudotrapelus* (Agamidae, Sauria) from Nizwa, Oman // Russian Journal of Herpetology, 2013. V. 20. No. 1. P. 79–84.

11. *Melnikov D., Melnikova E., Bondarenko D., Amr Z.* Taxonomy and Distribution of *Pseudotrapelus* in Jordan // Russian Journal of Herpetology, 2013. V. 20. No. 3. P. 213–216.

12. *Melnikov D., Melnikova E., Nazarov R., Rajabizadeh M.* Taxonomic revision of *Phrynocephalus persicus* De Filippi, 1863 complex with description of a new species from Zagros, southern Iran // Современная Герпетология, 2013. Том 13. Вып. 1/2. С. 34–46.

13. *Nazarov R., Melnikov D., Melnikova E.* Three new species of *Ptyodactylus* (Reptilia; Squamata; Phyllodactylidae) from the Middle East // Russian Journal of Herpetology, 2013. V. 20. № 2. P. 147–162.

14. *Wagner Ph., Melville J., Wilms T.M., and Schmitz A.* Opening a box of cryptic taxa – the first review of the North African desert lizards in the *Trapelus mutabilis* Merrem, 1820 complex (Squamata: Agamidae) with descriptions of new taxa // Zoological Journal of the Linnean Society, 2011. T. 163. P. 884–912.

**АДАПТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ОЗЁРНОЙ ЛЯГУШКИ,
PELOPHYLAX RIDIBUNDUS (PALLAS, 1771), ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ
В ВЕРХНЕ–ТАГИЛЬСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ СРЕДНЕГО УРАЛА**

В.А. Мищенко

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, ФГАОУ ВПО УрФУ
имени первого Президента России Б.Н.Ельцина, Екатеринбург, Россия
kovalchuk@ipae.uran.ru*

**ADAPTIVE ABILITIES OF *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771),
INTRODUCED IN THE VERKHNE–TAGILSKOE RESERVOIR
IN THE MIDDLE URALS**

V.M. Mishchenko

*Ural Branch of the RAS Institute of plant and animal Ecology; Ural Federal University
named after the First President of Russia B.N.Yeltsin, Yekaterinburg, Russia*

Озёрная лягушка была случайно интродуцирована в 1970 г. в Верхнее Тагильское водохранилище в период зарыбления водоёма белым амуром из Краснодарского края (Топоркова и др., 1979). В настоящее время её популяция (экологически пластичного вида) занимает значительную площадь, расселившись по территории Среднего Урала.

Получено множество доказательств ведущей роли физиологических процессов в функционировании экологических групп животных, в поддержании высокой как эволюционной, так и экологической пластичности вида (Слоним, 1971; Одум, 1975; Хочачка и Сомеро, 1977; Шварц, 1980; Нефедов, 1993; Давидович и Пивненко, 2001).

Особое значение в поддержании гомеостаза приобретает оптимальное состояние аминокислотного пула, защищающего организм при экстремальных воздействиях от повреждения на уровне клетки и обеспечивающего возможности энергетического и пластического фонда (Майстер, 1961; Неклюдов, 1990; Ковальчук, 2008; Чёрная, Ковальчук, 2008; Harper, 1983; Nigriotis et al, 1991; Oehler and Roth, 2003). В полной мере это относится и к такому пластичному виду, как озёрная лягушка, обитающая на огромной территории от северной Испании до Камчатки. Особое значение в поддержании гомеостаза *Pelophylax ridibundus* приобретает и оптимальное состояние её аминокислотного пула, защищающего организм от повреждающего воздействия поллютантов и обеспечивающего её интродукцию в техногенные экосистемы: водоёмы – охладители тепловых электростанций на Среднем Урале.

Объект исследования. Исследования проведены в весенний сезон (конец апреля, первая декада мая) 2013 г. в районе Верхнее–Тагильского водохранилища площадью 2,6 км², где сформировались постоянные популяции озерной лягушки. В период отлова животных температура воды составляла в среднем 27±0,3° С, в проточном водоёме в зимний период она не опускается ниже ±15°С. Отлов животных осуществляли с берега водоёма при помощи рыболовного сачка. После поимки каждое животное помещалось в отдельный мешочек из хлопчатобумажной ткани с влажной травой на дне. В лабораторных условиях животных измеряли, взвешивали, определяли пол и возраст. В исследованиях использовали 26 половозрелых особей *P. ridibundes* (10 самок и 16 самцов). Все животные из природной популяции отбирались без признаков заболеваний.

Анализ аминокислотного обмена. Аминокислотный спектр крови и печени, оценивали методом ионообменной хроматографии на автоматическом анализаторе аминокислот ААА-339М (Чехия). Для этого методом декапитации осуществляли забор крови животных в вакутайнеры “Bekton Dickinson ВР”. Гомогенат печени и кровь центрифугировали 15 мин. при 8000 об/мин в рефрижераторной центрифуге К-23D (Германия). К 0,5–1,0 мл полученной плазмы и к полученному супернатанту (биоткани) до-

бавляли 0,1 мл 30%-й сульфосалициловой кислоты для осаждения белков, затем 0,2 мл 7% гидроксида лития для нейтрализации кислой реакции. Вторично центрифугировали при 8000 об/мин 30 мин. К полученному супернатанту (в количестве 1 мл) добавляли 0,1 мл норлейцина. Подготовленный таким образом супернатант наносили на колонку аминокислотного анализатора. Для каждого исследуемого образца на хроматограмме прописывался весь спектр свободных аминокислот (АК) и определялась концентрация каждой из них (в мкмоль/л и в % от суммарного содержания).

Статистические методы. Основной массив экспериментальных данных обрабатывали с помощью программ описательной статистики с вычислением среднего арифметического, среднего квадратичного отклонения, стандартной ошибки. При оценке однородности групп и достоверности различий средних данных между группами использовали непараметрический U-тест Манна-Уитни. Весь экспериментальный материал обработан стандартными методами математической статистики с использованием программ MS Excel 2003 и Statistica (версия 6.0).

Результаты исследования и обсуждение. Аминокислотный фонд плазмы крови и печени озёрной лягушки из природной популяции представлен 23 аминокислотами и их производными. Сравнительный анализ показал достоверные гендерные различия по суммарным концентрациям АК. У очень подвижных и громкоголосых самцов в брачный период в плазме крови отмечается возрастание АК фонда ($7951,0 \pm 114,5$ мкмоль/л) в 2,8 раза. В сравнении с самками у них повышена концентрация аспартата в 3,3 раза, глутаминовой кислоты – в 5 раз. Глутаминовая и аспарагиновая кислоты легко проникают через тканевые барьеры и превращаются в метаболиты, стимулируя энергетический обмен, универсально поддерживая функциональную мобилизацию тканей. Концентрация гликогенной аминокислоты – аланина у самцов в 3 раза больше, чем у самок.

В плазме крови самцов отмечено высокое содержание незаменимых аминокислот: метионина, лейцина, изолейцина, фенилаланина. Содержание в крови такой незаменимой аминокислоты, как валин, являющейся одним из главных компонентов срочной мышечной энергии, у самцов в 3,2 раза больше, чем у самок, а содержание треонина, участвующего в процессах синтеза коллагена и эластина, у самцов в 3 раза выше.

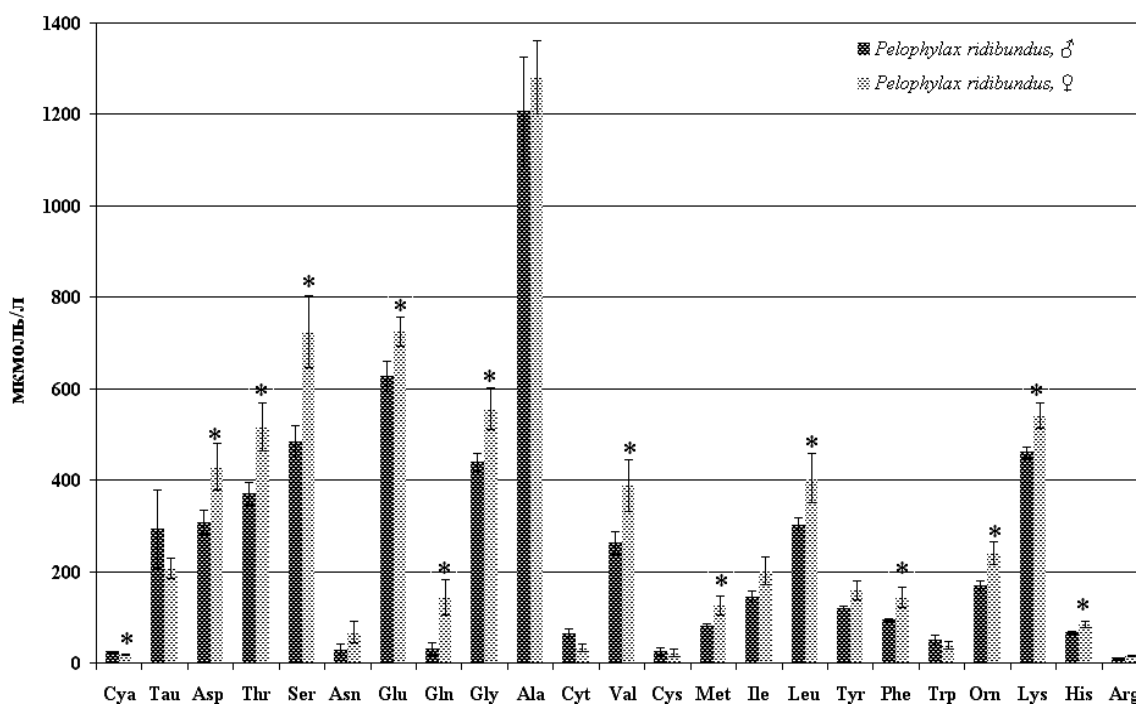


Рис. 1. Содержание свободных аминокислот в печени озёрной лягушки (*Pelophylax ridibundus*) из природной популяции. *Различия достоверны при $p < 0,05$

Исследование аминокислотного состава печени животных показало, что содержание свободных АК в печени самок ($7072,2 \pm 510,7$ мкмоль/л) достоверно выше ($p = 0,027$), чем у самцов ($5651,16 \pm 313,6$ мкмоль/л). Следует считать, что повышенное содержание свободных АК в печени самок является благоприятным метаболическим условием, обеспечивающим адекватную субстратную поддержку усиления биосинтеза и, в том числе, регенераторных и детоксикационных процессов в организме в период подготовки животных к икрометанию.

Сравнительный анализ показал достоверность различий по содержанию свободных аминокислот в печени самок и самцов (Рис. 1). Концентрация незаменимых АК у самок в печени достоверно выше, чем у самцов: треонина, валина, метионина, лейцина, фенилаланина, лизина и гистидина ($p=0,05$; $p=0,05$; $p=0,02$; $p= 0,05$; $p=0,01$; $p=0,01$; $p=0,02$; $p=0,02$ соответственно). И содержание заменимых: глутаминовой и аспарагиновой АК, глутамин, глицина, серина и промежуточной АК: орнитина ($p=0,05$; $p=0,05$; $p=0,01$; $p=0,02$; $p=0,01$; $p=0,01$ соответственно) достоверно выше у самок озёрной лягушки. Уровень цистеиновой кислоты достоверно ниже у самок ($p=0,05$). Отсутствуют у самок и самцов достоверные различия по содержанию в печени таурина, цистеина, триптофана и цитруллина.

При сравнительном анализе количественного и качественного состава аминокислотного фонда плазмы крови и печени озёрной лягушки обнаружено, что качественный состав свободных АК постоянен и включает 23 аминокислоты, тогда как количественные характеристики аминокислотного пула исследуемых тканей на гендерном уровне существенно различаются.

Список литературы

1. Давидович В.В., Пивненко Т.Н. Аминокислоты двустворчатых моллюсков: биологическая роль и применение в качестве БАД // Известия Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра, 2001. Т.129.С.146–153.
2. Ковальчук Л.А. Эколого-физиологические аспекты адаптации к условиям техногенных экосистем. Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2008. 215 с.
3. Майстер А. Биохимия аминокислот. М.: Иностранная литература, 1961. 530 с.
4. Неклюдов А.Д. Биологические свойства ароматических, гетероциклических, алифатических аминокислот // Антибиотики и химиотерапия, 1990. Т. 35. № 5. С.51–54.
5. Нефедов Л.И. Формирование фонда свободных аминокислот и их производных в условиях метаболического дисбаланса // Автореф. дис. ... д-ра мед. наук. Минск, 1993. 36 с.
6. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
7. Слоним А.Д. Экологическая физиология животных. М.; Л.: Высш. шк., 1971. 448 с.
8. Топоркова Л.Я., Боголюбова Т.В., Хафизова Р.Т. Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск: Изд-во Урал. гос. ун-та, 1979. С 108–115.
9. Хочачка П, Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир, 1977. 398 с.
10. Черная Л.В., Ковальчук Л.А. Свободные аминокислоты пиявок с различной трофической организацией // Вестник ОГУ, 2008. № 10. С. 225–229.
11. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
12. Harper A. E. Some recent development in the study of amino acid metabolism // Proc. Nutr. Soc., 1983. V. 42. № 3. P. 437–449.
13. Nigriotis J.G., Hennesey P.J., Andrassy R.J. The effects of an arginine-free enteral diet on wound healing and immune function in the postsurgical rat // J. Pediatr. Surg., 1991. V. 26. № 8. P. 936-941.
14. Oehler R., Roth E. Regulative capacity of glutamine // Curr. Opin. Clin. Nutr. Metab. Care, 2003. V.6. № .3. P. 277–282.

**ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЭКСКРЕМЕНТНОГО АНАЛИЗА
КАК АЛЬТЕРНАТИВНОГО ЩАДЯЩЕГО МЕТОДА ИССЛЕДОВАНИЙ
ТРОФОЛОГИИ ЯЩЕРИЦ НА ПРИМЕРЕ КРУГЛОГОЛОВОК
(*PHRYNOCEPHALUS*, AGAMIDAE)**

Л.А. Неймарк

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия
Leonid.neymark@gmail.com

**PROSPECTS OF FAECAL ANALYSIS AS NON-INVASIVE METHOD
OF TROPHIC RESEARCH: EVIDENCE FROM TOAD-HEADED AGAMAS
(*PHRYNOCEPHALUS*, AGAMIDAE)**

L.A. Neymark

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution

Исследование рациона необходимо для изучения экологических ниш и их изменений. При этом данные о пространственно-временных изменениях рациона остаются не полными для многих видов (Вержуцкий и Журавлева, 1977).

Самым простым и надёжным способом изучения рациона является изучение содержимого желудков (Даревский и др., 1989). Большинство имеющихся данных получено именно этим методом. Однако обильные выловы рептилий и амфибий могут наносить вред популяциям (Андрушко, 1973). Кроме того, этот метод не позволяет вести многолетние исследования на ограниченной территории (Целлариус, 1977). Существуют два основных бескровных метода изучения рациона ящериц: промывание желудков (Горелов, 1973; Pietruszka, 1981) и экскрементный анализ (Целлариус, 1977; Pincheira-Donoso, 2008; и др.).

Для ящериц, питающихся крупными объектами, экскрементный анализ позволяет выявлять и их количественное соотношение в рационе (Вержуцкий и Журавлева, 1977). Однако у большинства ящериц в экскрементах пищевые объекты слишком фрагментированы, и он не даёт возможности точно оценить соотношение различных кормовых объектов, поскольку для этого необходимы пищевые объекты целиком. Впрочем, у некрупных ящериц уже в желудке пищевые объекты обычно находятся в измельчённом состоянии (Angelici et al., 1997), поэтому вскрытие желудков также не даёт такой возможности.

Различия в частоте встречаемости и процентном содержании при экскрементном анализе и изучении содержимого желудков неодинаково оцениваются разными авторами. Поскольку не все беспозвоночные имеют достаточно толстые покровы, есть мнение, что не все они сохраняются в экскрементах и вскрытие желудков является обязательным компонентом исследования рациона (Pincheira-Donoso, 2008). Однако в ряде работ не было выявлено существенных различий в соотношении разных пищевых объектов при сравнении этих методов (Целлариус, 1977; Perez-Mellado et al., 2011). Таким образом, для ящериц, измельчающих пищевые объекты перед проглатыванием, как обычно делают круглоголовки, экскрементный анализ не сильно уступает в точности изучению содержимого желудков. При этом, в отличие от последнего, он позволяет выявлять долгосрочную динамику рациона в конкретной популяции.

Поскольку основой рациона круглоголовок являются насекомые (Богданов, 1986), которые имеют твёрдые непереваривающиеся покровы, мы сочли возможным использовать экскрементный анализ для анализа их рациона. Нашей задачей было сравнение трофических ниш двух видов: ушастая круглоголовка (*Phrynocephalus mystaceus mystaceus* (Pallas, 1776) и круглоголовка-вертихвостка (*Ph. guttatus guttatus* (Gmein, 1789)). Наши исследования проводились в Астраханской области, около пос. Досанг в июле 2010 и 2011 гг. и в Калмыкии около пос. Хулхута и в степной части заповедника «Чёр-

ные земли», в конце июня и начале июля 2011 г. Было проанализировано 39 проб экскрементов ушастой круглоголовки (28 из Астраханской области и 11 из Калмыкии) и 32 пробы круглоголовки-вертихвостки (22 из Астраханской области и 10 из Калмыкии). Для получения экскрементов ящерицы отлавливались и содержались без пищи в течение трёх суток. Так же экскременты собирались около нор. Экскременты размачивались в чашках Петри и разбирались под бинокляром. Затем остатки пищевых объектов наклеивались на двусторонний скотч и идентифицировались. Насекомых определяли К.П. Томкович и А.В. Крупицкий. В Астраханской области изучавшиеся популяции ушастой круглоголовки и круглоголовки-вертихвостки были симпатричны, а в Калмыкии – аллопатричны: ушастая круглоголовка была обнаружена около Хулхуты, а круглоголовка-вертихвостка – на территории заповедника. В популяциях круглоголовки, проживающих аллопатрично, рацион обоих видов практически совпадал. В основном они питались муравьями и жуками. При симпатрии с круглоголовкой-вертихвосткой из рациона взрослых ушастых круглоголовки исчезли муравьи, в то время как в популяции, не пересекающейся с круглоголовкой-вертихвосткой, они были отмечены у 44% экземпляров. У круглоголовки-вертихвостки при симпатрии с ушастой круглоголовкой из рациона исчезли чернотелки и снизилась доля жуков в рационе в целом (Табл. 1). Возможно, это связано с уходом от пищевой конкуренции. Кроме того, в рационе обоих видов круглоголовки были найдены жуки-нарывники (*Mylabris*), являющиеся сильно ядовитыми.

Таблица 1

Рацион круглоголовки в Калмыкии и Астраханской области по результатам экскрементного анализа

Кормовой объект	Встречаемость, в %			
	Калмыкия		Астраханская область	
	<i>Ph. mystaceus</i>	<i>Ph. guttatus</i>	<i>Ph. mystaceus</i>	<i>Ph. guttatus</i>
Acrididae	18,18%	0	0	0
Apocrita	18,18%	20%	50%	0
Carabidae	9,09%	10%	5,5%	9,09%
Chrysomelidae	0	0	0	4,5%
Curculionidae	9,09%	60%	0	0
Formicidae	100%	80%	0	81,8%
Meloidae	27,27%	30%	0	0
Myrmeleontidae	0	0	5,5%	0
Pentatomidae	0	0	16,7%	0
Sarcophagidae	0	0	5,5%	0
Scarabeidae	18,18%	0	5,5%	4,5%
Scutelleridae	9,09%	0	0	0
Tenebrionidae	18,18%	0	94,4%	9,09%

Таким образом, экскрементный анализ даёт возможность сравнения рационов различных популяций. Можно предположить, что он особо актуален при изучении рациона не крупных пустынных ящериц, поскольку они практически не питаются беспозвоночными с нехитинизированными покровами.

Список литературы

1. Андрушко А.М. Рептилии и амфибии подают сигнал бедствия // Вопросы герпетологии, 1973. С. 10–13.
2. Богданов О.П. Ящерицы средней Азии. Т.: Укитувчи, 1986. 80 с.
3. Вержуцкий Б.Н., Журавлева В.Е. Щадящий метод изучения трофического спектра рептилий // Вопросы герпетологии, 1977. С. 58–59.
4. Горелов Ю.К. Изучение питания серого варана бескровным методом // Вопросы герпетологии, 1973. С. 63–65

5. Даревский И.С., Щербак Н.Н., Татаринев К.А., Ищенко В.Г., Писанец Е.М., Таращук С.В., Токарь А.А., Манило В.В., Гаранин В.И., Ушаков В.А., Пятлова О.А., Смирин Э.М. Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев. 1989. С. 124–131.
6. Куранова В.Н., Колбинцев В.Г. Бескровные методы изучения питания змей. // Экология наземных позвоночных Сибири, 1983. С. 161–169.
7. Целлариус А.Ю. Изучение питания ящериц по экскрементам // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1977. С. 219–220.
8. Angelici F.M., Luiselli L. Rugiero I. Food habits of green lizard *Lacerta bilineata* in central Italy and a reliability test of faecal pellet analysis // Italian journal of Zoology, 1997. 64. P. 267–272.
9. Perez-Mellado V., Perez-Cembranos A., Garrido M., Luiselli L., Corti C. Using faecal samples in lizard dietary studies // Amphibia – Reptilia, 2011. V.32. P. 1–7.
10. Pietruszka R.D. An evaluation of stomach flushing for desert lizard diet analysis // The Southwestern Naturalist, 1981. V26(2). P. 101–105.
11. Pincheira-Donoso D. Testing the accuracy of fecal-based analyses in studies of trophic ecology in lizards // Copeia, 2008. № 2. P. 322–325.

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ У МАЛОАЗИАТСКОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA MACROCNEMIS*) В АРМЕНИИ

Г.Н. Никогосян¹, И.Э. Степанян², М.С. Аракелян¹

¹Ереванский государственный университет, Ереван, Армения

²Научный центр зоологии и гидроэкологии НАН РА, Ереван, Армения
gayane93@gmail.com

INTRAPOPULATION POLYMORPHISM OF THE CAUCASIAN BROWN FROG (*RANA MACROCNEMIS*) IN ARMENIA

G.N. Nikoghosyan¹, I.E. Stepanyan,² M.S. Arakelyan¹

¹Yerevan State University, Yerevan, Armenia

²Scientific center of zoology and hydroecology of NAS RA, Yerevan, Armenia

Фенотипические и морфометрические особенности малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Boulenger, 1885) в Армении слабо изучены. В литературе имеются некоторые данные об экологии, морфологии, цитогенетике и молекулярной генетике *R. macrocnemis* (*R. camerani*) из армянских популяций (Никольский, 1918; Ищенко, 1978; Егиазарян, 2008; Martirosyan and Stepanyan, 2009; Arakelyan et al., 2011; Stepanyan et al., 2011). Целью работы является изучение особенностей окраски, рисунка тела, морфометрии и полового диморфизма бурых лягушек из популяции долины р. Мармарик в Армении.

В течении 2011–2012 гг. было отловлено 60 особей (N=30♀+30♂) *R. macrocnemis* из популяции в долине р. Мармарик (40°37'23'' с.ш., 44°34'23'' в.д., 1870 м н.у.м.), Котайкского района Армении. Были изучены: фон окраски и рисунок спины, наличие дорсальной полосы. Лягушек измеряли прижизненно, согласно схеме промеров, предложенной А.Г. Банниковым с соавторами (1977). Было исследовано 17 морфометрических признаков (L – расстояние от кончика морды до центра клоакального отверстия, L.c. – длина головы, Lt.c. – ширина головы, D.r.o. – расстояние от кончика морды до переднего края глаза, D.r.n. – расстояние от кончика морды до ноздри, L.o. – наибольшая длина глазной щели, Lt.p. – наибольшая ширина верхнего века, Sp.p. – расстояние между внутренними краями верхних век, Sp.o – расстояние между передними краями глазных век, Sp.n – расстояние между ноздрями, L.tym – ширина барабанной перепонки, F – длина бедра, T – длина голени, C.s – длина лапки, D.p – длина первого пальца задней конечности, C.i – длина внутреннего пяточного бугорка), а также 14 индексов: L/L.c, L/T, L/(F+T), L/(F+T+C.s), L/C.s, T/Sp.p, Lt.c x L.c/L, L.c/Lt.c, L.c/L.o, L.o/L.tym, L.c/D.r.o., D.p/C.i, T/C.i и F/T. По каждому морфометрическому параметру рассчитывали среднее арифметическое (Mean), ошибку среднего арифметического (SE), минимальное (Min) и максимальное значение параметра (Max). Для сравнительного анализа были использованы дисперсионный анализ (ANOVA) и анализ главных компонент (для сравнения трех морф по совокупности всех морфометрических признаков). Статистические расчеты были проведены с использованием пакета программ «STATISTICA 7.0».

Распределение фенотипов по наличию дорсальной полосы и распределение пятен у *R. macrocnemis* из популяции в долине р. Мармарик показало, что доминантным фенотипом представлены особи без дорсальной полосы и с мелкими симметрично расположенными пятнами. В популяции встречались лягушки с ярко выраженной дорсальной полосой (Striata, 25%), особи со слабо выраженной спинной полосой (Pseudostriata, 35%) и особи без полосы (Nonstriata, 40%). По расположению пятен вдоль спины большинство составляли особи с мелкими симметричными пятнами (65%), особи с ассиметрично расположенными пятнами (28%) и редко встречались особи с крупными пятнами (2%) или вовсе без пятен (5%).

Фоновая окраска спины была бурой, коричневой или зеленой. Исследуя степень изменчивости её окраски было замечено, что бурые лягушки могут менять оттенок от светлого до темного, а также цвет от бурого до зеленого примерно в течение 3–10 мин. при разных внешних условиях. Возможно, особи бурых лягушек таким образом адаптируются к изменяющимся условиям среды.

Анализ главных компонент морфометрических признаков не выявил различий между тремя группами бурых лягушек, отличающимися по наличию дорсальной полосы (Рис. 1), а дисперсионный анализ всех изученных индексов в этих группах лягушек показал статистически достоверное различие ($p < 0.05$) только для одного индекса – L.c./Lt.c.

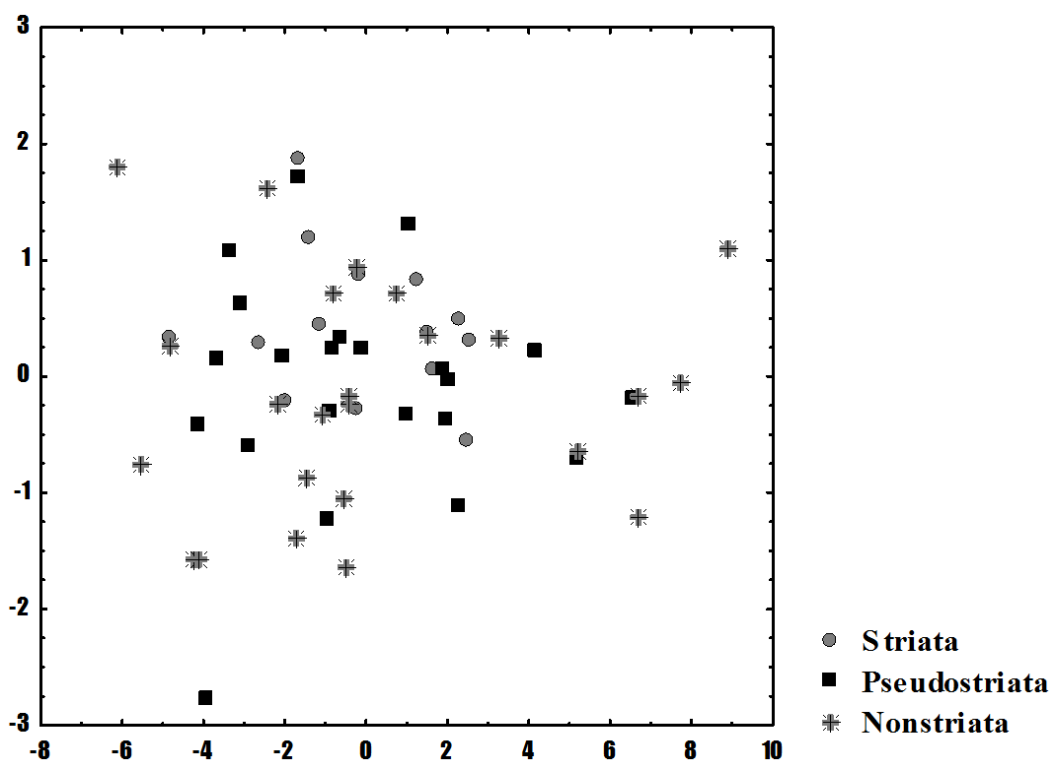


Рис. 1. Графическое выражение распределения первых, двух факторов анализа главных компонент морфометрических характеристик трех фенотипов бурых лягушек из популяции долины реки Мармарик по наличию дорсальной полосы

Данные морфометрических промеров самок и самцов представлены в Таблице 1. Половой диморфизм был выявлен по следующим индексам: L/T ($p < 0.05$); L/(F+T) ($p < 0.01$); L/(F+T+C.s) ($p < 0.001$); L/C.s ($p < 0.02$); L.c/L.o ($p < 0.05$).

Длинноногие, пятнистые лягушки с более округлой мордой и, как правило, без светлой полосы на спине ранее относились к *R. macrocnemis*, а коротконогие особи с заостренной мордой и светлой медиальной полосой вдоль спины – *R. camerani* Boulenger, 1886 (Кузьмин, 1999). Позднее эти два вида стали рассматриваться как формы (Tarkhnishvili et al., 2001) или подвиды (Crochet and Dubois, 2004). В настоящее время *R. camerani* сведена в синонимы *R. macrocnemis* (Frost, 2011). При анализе характеристик *R. macrocnemis* и *R. camerani* выяснилось, что морфологические признаки, различающие их перекрываются друг с другом. Так, например, отношение длины тела к длине голени (L/T) у взрослых «*macrocnemis*» равно 1.5–1.8, а у «*camerani*» – 1.7–2.1 (Кузьмин, 1999). В изученной нами выборке индекс L/T имел очень широкий диапазон изменчивости (1.4–2.0), перекрывающий изменчивость обеих форм.

Внутрипопуляционная размерная изменчивость у бурых лягушек комплекса *R. macrocnemis* была изучена ранее в различных популяциях на Кавказе (Ищенко, 1978, 1986), в Грузии (Tarkhnishvili, 1995; Tarkhnishvili and Gokhelashvili, 1996; Tarkhnishvili

Изменчивость морфометрических признаков у самцов (N=30) и самок (N=30)
Rana macrocnemis из долины р. Мармарик (Армения)

Признаки	Самцы				Самки			
	Mean	S. E.	Min	Max	Mean	S. E.	Min	Max
L.	67,10	1,61	48,66	81,20	68,39	2,29	44,09	86,38
L.c.	21,81	0,41	18,45	26,10	22,09	0,57	14,22	24,40
Lt.c.	22,26	0,56	15,24	27,11	22,20	0,68	12,25	27,71
D.r.o.	9,75	0,15	8,14	12,34	9,62	0,25	6,16	11,54
D.r.n.	5,18	0,14	3,86	7,04	4,82	0,11	3,50	6,02
L.o.	5,59	0,13	4,27	7,42	5,33	0,15	3,44	6,86
Lt.p.	5,59	0,13	4,27	7,42	5,33	0,15	3,44	6,86
Sp.o.	7,70	0,19	6,24	10,55	7,46	0,21	5,47	9,80
Sp.n.	9,09	0,20	6,62	11,33	9,09	0,22	6,80	11,43
Sp.p.	5,21	0,12	4,00	7,03	4,91	0,19	2,30	6,52
L.tym	3,93	0,13	2,30	5,59	3,97	0,17	2,44	5,75
F	38,10	0,96	27,08	49,90	36,64	1,15	23,80	47,99
T	39,68	0,90	30,09	49,90	38,90	1,26	25,42	49,90
C.s	18,95	0,44	13,82	24,80	18,22	0,55	12,00	23,58
D.p	7,58	0,20	5,33	9,35	7,55	0,25	5,04	9,50
C.i	3,76	0,12	2,20	5,15	3,79	0,15	2,30	5,59

et al., 1999) и Турции (Arıkan et al., 2001; Çevik et al., 2006; Baran et al., 2007). Анализ морфологических признаков у лягушек из Турции не выявил достоверных отличий между формами «*macrocnemis*» и «*camerani*», а также между самцами и самками (Arıkan et al., 2001; Çevik et al., 2006; Baran et al., 2007). Анализ особенностей окраски у *R. macrocnemis* из Грузии (Tarkhnishvili, 1995; Tarkhnishvili and Gokhelasvili, 1996; Tarkhnishvili et al., 1999) выявил, что встречаемость морфы без дорсальной полосы выше, чем с дорсальной полосой. Различия между морфами «*Striata*» и «*Nonstriata*», а также самцами и самками статистически не достоверны. Предполагается, что выраженность дорсальной полосы у форм «*macrocnemis*» и «*camerani*» зависит от температурных факторов (Tarkhnishvili, 1995). Однако, согласно нашим наблюдениям, изменение цвета спины у *R. macrocnemis*, возможно, имеет циркадный характер, т.е. пигмент реагирует на яркость и контраст света днем и на отсутствие света ночью (лягушки ночью приобретают зеленый цвет).

Проведенный ранее В.Г. Ищенко (1978) анализ морфологических признаков у лягушек (*R. camerani*) из Армении (окр г. Степанавана, с. Вохчаберд, с. Цовагох и р. Манмаш) и с Кавказа и Грузии (*R. macrocnemis*) выявил, что нет морфологических оснований для разделения этих лягушек, и их следует рассматривать в качестве одного вида *R. macrocnemis*.

В отличие от данных, полученных другими исследователями, изучение 17 морфометрических характеристик и 14 индексов у бурых лягушек трех фенотипов («*Striata*», «*Pseudostriata*» и «*Nonstriata*») из популяции долины р. Мармарик (Армения) показало различие только по индексу L.c./Lt.c. Половой диморфизм был выявлен по пяти индексам, относящимся в основном к промерам конечностей.

Список литературы

1. Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся СССР. 1977. Москва: Просвещение. С. 415.
2. Егиазарян Е.М. Фауна и Экология Амфибий Армении. Афтореферат докторской диссертации. Ереван, 2008. С. 44.
3. Ищенко В.Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек СССР. 1978. Москва: Наука. С. 148.

4. Ищенко В.Г. Степень морфологического сходства популяций малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Blgr.). Герпетологические исследования на Кавказе. Л. 1986. С. 100–104.
5. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М.: Изд. КМК. 1999. 298 с.
6. Никольский А.М. Земноводные (Amphibia). Фауна России и сопредельных стран. Петроград. 1918. С. 309.
7. Arakelyan M.S., Danielyan F.D., Corti C., Sindarco R., Leviton A. Herpetofauna of Armenia and Nagorno Karabakh. Ithaca, New York. 2011. P.10–50.
8. Arikan H., Olgun K. Tok C.V., Çevik İ.E. Morphological and serological investigation on the Mountain Frogs of the MidTaurus Range between East longitudes 33° and 36° // Turkish Journal of Zoology, 2001. V. 25. P. 141–145.
9. Baran İ., Ilgaz Ç., Kumlutaş Y., Olgun K., Avci A., İret F. On New Populations of *Rana holtzi* and *Rana macrocnemis* (Ranidae: Anura) // Turkish Journal of Zoology, 2007. V. 31. P. 1–7.
10. Çevik İ.E., Arikan H., Kaya U., Atatür M.K. Comparative morphological and serological studies of three Anatolian Mountain frogs, *Rana macrocnemis*, *R. camerani* and *R. holtzi* (Anura, Ranidae) // Amphibia-Reptilia, 2006. V. 27. P. 63–71.
11. Crochet P.A., Dubois A. Recent changes in the taxonomy of European amphibians and reptiles. Pages 495–516 / in J.-P. Gasc, A. Cabela, J. Crnobrnja-Isailovic, D. Dolmen, K. Grossenbacher, P. Haffner, J. Lescure, H.Martens, J.P.Martinez Rica, H.Maurin, M.E. Oliveira, T.S. Sofianidou, M. Veith, A. Zuiderwijk, eds., Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe, 2nd ed. Museum national d'Histoire naturelle. 2004. Paris, France.
12. Frost D.R. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.5 (31 January, 2011). Electronic Database accessible at <<http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>>. American Museum of Natural History, New York, USA
13. Martirosyan A., Stepanyan I. Features of the karyotypes of *Pelophylax ridibundus* Pallas, 1771 and *Rana macrocnemis* Boulenger, (Amphibia: Ranidae) from Armenia // Comparative Cytogenetics, 2009. V. 3, №. 1, P. 11–24.
14. Stepanyan I., Plotner J., Schreiber R., Tillack F. Mitochondrial data distribution in *Rana macrocnemis* (Amphibia: Ranidae) group on Caucasus // Proceedings of the international conference, Yerevan, 2011. P. 291–292.
15. Tarkhnishvili D.N. On the inheritance of the mid-dorsal stripe in the Iranian wood frog (*Rana macrocnemis*) // Asiat. Herp. Res., 1995. V. 6. P. 120–131.
16. Tarkhnishvili D. N., and R. K. Gokhelashvili *A contribution to the ecological genetics of frogs: age structure and frequency of striped specimens in some Caucasian populations of the Rana macrocnemis complex* // Alytes, 1996. V. 14. P. 27–41.
17. Tarkhnishvili D.N., J.W. Arntzen, R.S. Thorpe. *Morphological variation in brown frogs from the Caucasus and the taxonomy of the Rana macrocnemis group* // Herpetologica, 1999. V. 55. P. 406–417.
18. Tarkhnishvili D.N., Hille A., W.Böhme. Humid forest refugia, speciation and secondary introgression between evolutionary lineages: differentiation in a Near Eastern brown frog, *Rana macrocnemis* // Biol. J. of the Linn. Soc., 2001. N 74. P. 141–156.

К РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ ОБЫКНОВЕННОЙ МЕДЯНКИ (*CORONELLA AUSTRICA*)

А.А. Поклонцева
Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия
herpetology@list.ru

ON REPRODUCTIVE BIOLOGY OF THE SMOOTH SNAKE (*CORONELLA AUSTRICA*)

A.A. Poklontseva
Institute of Ecology of Volga basin RAS, Togliatti, Russia

Репродуктивная биология обыкновенной медянки – *Coronella austriaca* Laurenti, 1768 – из Самарской области затронута в ряде публикаций (Бакиев и др., 1996, 2009; Поклонцева, 2009; Бакиев и Поклонцева, 2012). В частности, исследованные самки имели в яичниках по 12–19 яиц. В условиях террариума рождение 6–14 детенышей происходило в июле–августе. Длина туловища с головой *L. corp.* родившихся – 145–171 мм, длина хвоста *L.cd.* 27–37 мм, масса 2,5–3,4 г. Целью настоящего сообщения является дополнение и детализация репродуктивных характеристик и их сравнение с данными из ближайших регионов России.

Беременных самок (n=16) отлавливали на территории Самарской области (Волжский, Кинельский, Ставропольский и Сызранский районы) с мая по август 2009–2012 гг. Змей содержали в террариумных условиях до появления потомства. Все пойманные в природе медянки были возвращены в места отлова, а родившиеся в неволе детеныши выпущены в места отлова их матерей.

Данные о длине *L. corp.* самок, сроках откладки яиц, количестве детенышей и жировых яиц представлены в табл. 1.

Таблица 1

**Характеристика отловленных в Самарской области беременных самок
обыкновенной медянки и отложенных ими яиц**

<i>L. corp.</i> беременных самок, мм	Дата родов	Число рожденных детенышей		Число отложенных жировых яиц	Всего детенышей и жировых яиц
		Живые	Мертвые		
475	05.08.2012	4	–	–	4
475	21.08.2011	6	1	–	7
495	28.08.2011	5	1	–	6
505	28.08.2011	3	1	2	6
515	28.08.2011	8	–	–	8
535	21.07.2012	7	–	1	8
535	03.08.2009	8	1	–	9
545	04.09.2011	7	–	–	7
545	27.08.2011	8	–	–	8
545	21.08.2011	10	–	–	10
555	23.07.2012	10	–	–	10
560	28.08.2011	10	–	–	10
575	06.09.2011	5	–	–	5
579	10.08.2010	5	–	–	5
612	21.07.2012	11	–	–	11
735	21.07.2012	14	–	3	17

Как видно из табл. 1, длина *L. corp.* беременных медянок варьирует от 475 до 735 мм. Длина 735 мм является максимальной зафиксированной как для беременных самок, так и для всех медянок Самарской области. По литературным данным, относящимся к данному региону, длина самых крупных экземпляров не превышала 635 мм (Баринов, 1982; Бакиев и др., 1999, 2009).

Появление детенышей в Самарской области отмечено в период с 21 июля по 6 сентября, количество родившихся живых детенышей варьирует от 3 до 14.

Приведем литературные данные из более южных регионов. По данным Шляхтина и соавторов (2005), в Саратовской области рождение наблюдается в конце июля – августе, при этом у змей появляются от 2 до 15 детенышей. Д.А. Гордеев (2012) пишет, что в Волгоградской области к концу лета самка рождает 5–12 детенышей. В.А. Киреев (1983), описывая медянку в Калмыкии, сообщает: «в яйцеводах самок развивается от 2 до 13 яиц» (с. 86). По данным М.Ф. Тертышникова (2002) в Центральном Предкавказье рождение медянками детенышей отмечено в июле – августе, а их плодовитость находится «в пределах 16 экземпляров» (с. 155).

Из более северных регионов имеются следующие литературные данные. П.В. Терентьев (1935) для вскрытых самок из Чувашии указывал 6–10 яиц. В Ярославской области самки рожают в конце августа – сентябре от 2 до 15 детенышей (Анашкина и Белоусов, 2004); в Калужской области – в конце августа от 6 до 9 (Кунаков, 1979).

Имеющиеся сведения не позволяют сделать однозначные выводы о географической изменчивости плодовитости. Рождение молодых в южных регионах происходит, по-видимому, раньше, чем в северных.

В табл. 2 приведены минимальные и максимальные значения, а также средняя и ее ошибка длины туловища с головой *L.corp.*, длины хвоста *L.cd* и массы новорожденных медянок.

Таблица 2

Характеристика новорожденных медянок из Самарской области

<i>L. corp.</i> беременных самок (мм)	Живые детеныши									
	n	<i>L.corp.</i> (мм)			<i>L.cd.</i> (мм)			Масса (г)		
		min	max	M±m	min	max	M±m	min	max	M±m
475	4	136	148	141,3±2,87	28	32	30,3±0,85	2,5	2,7	2,6±0,05
475	6	135	140	140,0±1,29	25	32	27,8±1,30	2,6	2,9	2,7±0,04
495	5	97	140	116,8±7,83	22	28	25,4±1,03	1,3	2,9	2,2±0,29
505	3	132	140	136,3±2,33	28	30	28,7±0,67	2,2	2,9	2,6±0,21
515	8	137	150	143,3±1,51	27	30	28,3±0,53	2,6	3,2	2,9±0,08
535	7	140	151	144,9±1,61	26	32	30,0±0,76	2,7	3,1	2,8±0,06
535	8	145	160	154,4±1,48	27	37	32,8±0,96	2,7	3,1	2,9±0,06
545	7	135	150	142,3±2,08	31	33	32,3±0,36	2,5	3,2	2,9±0,09
545	8	130	140	136,3±1,57	23	32	27,5±1,38	2,4	2,8	2,6±0,05
545	10	135	145	139,5±1,17	25	30	28,0±0,70	2,2	2,6	2,4±0,05
555	10	132	157	150,3±2,3	28	35	31,2±0,66	2,0	3,4	3,0±0,12
560	10	78	150	137,0±6,68	17	32	27,6±1,33	0,6	3,0	2,5±0,22
575	5	110	155	139,4±7,83	27	33	30,6±1,29	1,4	3,4	2,8±0,36
579	5	180	188	184,4±1,63	32	37	33,6±0,93	2,5	2,5	2,5±0,00
612	11	130	163	145,7±2,97	26	37	32,5±0,89	1,9	3,0	2,6±0,11
735	14	135	160	145,1±1,87	27	33	30,9±0,56	2,5	3,4	3,0±0,08

Длина туловища с головой новорожденных медянок (n=121) варьирует от 78 до 188 мм (143,8±1,30 мм), длина хвоста – от 17 до 37 мм (29,9±0,30 мм), масса от 0,6 до 3,4 г (2,7±0,04 г). Полученный диапазон варьирования *L.corp.* включает диапазоны, известные из других регионов. Так, в Саратовской области длина новорожденных змей варьирует от 122 до 145 мм (Шляхтин и др., 2005), в Волгоградской области – от 122 до 149 мм (Гордеев, 2012), в Калмыкии и Центральном Предкавказье – от 130 до 150 мм (Киреев, 1983; Тертышников, 2002). Однако для Центрального Предкавказья указано высокое, по сравнению с моими данными, максимальное значение массы родившихся – до 4,2 г (Тертышников, 2002).

Длина *L. corp.* беременных медянок положительно коррелирует с количеством отложенных ими яиц ($r=0,783$, $P<0,01$) (Рис. 1). Статистически достоверной корреляции

между *L. corp.* самок и средней *L. corp.* детенышей, а также между количеством детенышей и их средней *L. corp.* не выявлено, что может быть обусловлено недостаточным объемом выборки.

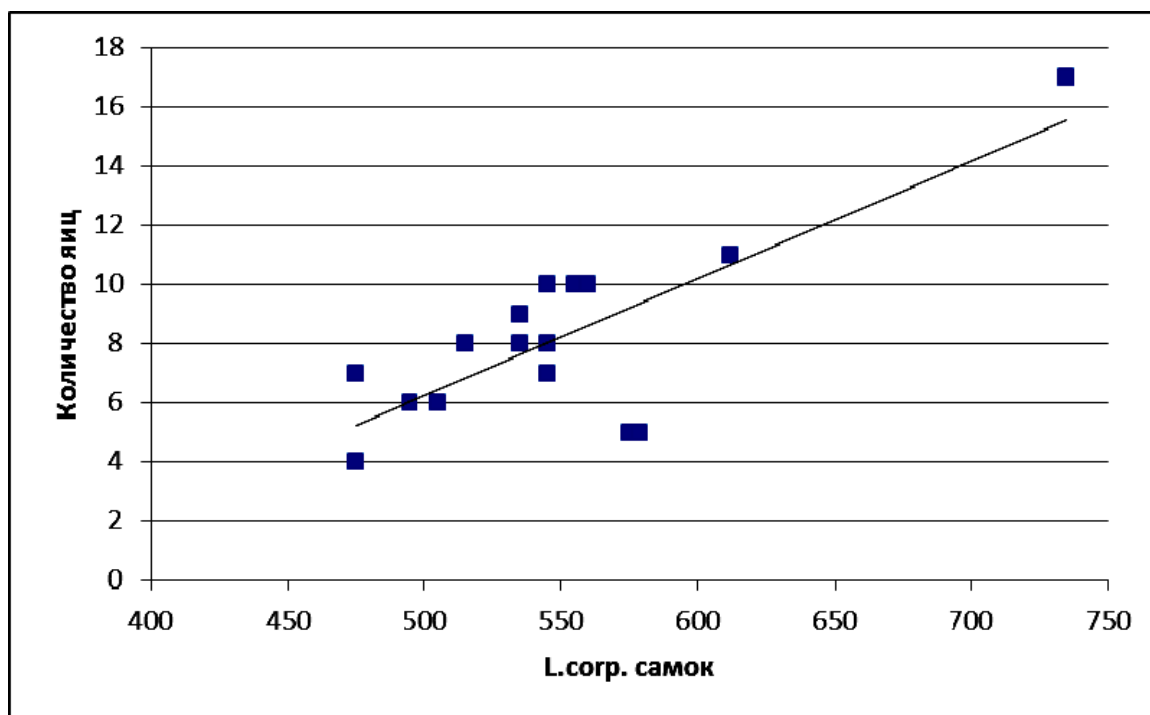


Рис. 1. Корреляция между длиной самок и количеством яиц

Сбор данных о репродуктивной биологии медянки в Самарской области и других регионах осложняется низкой встречаемостью змей данного вида практически по всему ареалу. Вид включен во многие региональные Красные книги, в том числе в Красную книгу Самарской области (Магдеев, 2009).

Список литературы

1. Анашкина Е.Н., Белоусов Ю.А. Медянка обыкновенная / Красная книга Ярославской области. Ярославль: Изд-во Александра Рутмана, 2004. С. 257–258.
2. Бакиев А.Г., Магдеев Д.В., Песков А.Н. Данные о распространении и экологии медянки в Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр., 1996. Вып. 2. С. 72–73.
3. Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Зайцева О.В., Шуришина И.В. Змеи Самарской области. Тольятти: Кассандра, 2009. 170 с.
4. Бакиев А.Г., Маленев А.Л., Мурзаева С.В. Таксономический состав и некоторые морфологические особенности змей Среднего Поволжья и Самарской Луки // Самарская Лука на пороге третьего тысячелетия: Материалы к докладу «Состояние природного и культурного наследия Самарской Луки». Тольятти: ИЭВБ РАН; ОСНП «Парквей», 1999. С. 200–203.
5. Бакиев А.Г., Поклонцева А.А. Пресмыкающиеся // Могутова гора: взаимоотношения человека и природы. Тольятти: Кассандра, 2012. С. 57–59.
6. Баринов В.Г. Исследование герпетофауны Самарской Луки // Экология и охрана животных: Межвуз. сб. Куйбышев: КГУ, 1982. С. 116–129.
7. Гордеев Д.А. Биология и морфология медянки обыкновенной (*Coronella austriaca* (Laurenti, 1768)) Волгоградской области // Науч. журн. КубГАУ [Электронный ресурс], 2012. № 77(03). С. 1–9. [URL: <http://ej.kubagro.ru>].

8. *Киреев В.А.* Животный мир Калмыкии. Земноводные и пресмыкающиеся. Элиста: Калмыцкое кн. изд-во, 1983. 112 с.
9. *Кунаков М.Е.* Животный мир Калужской области. Тула: Приокское кн. изд-во, 1979. 168 с.
10. *Магдеев Д.В.* Медянка обыкновенная *Coronella austriaca* Laurenti, 1768. Красная книга Самарской области. Т. 2. Редкие виды животных. Тольятти: «Кассандра», 2009. С. 244.
11. *Поклонцева А.А.* К экологии обыкновенной медянки в Самарской области // Вестн. Волжского ун-та им. В.Н. Татищева. Серия «Экология», 2009. Вып. 8. С. 20–22.
12. *Терентьев П.В.* К познанию пресмыкающихся и земноводных Чувашской АССР // Тр. О-ва Естествоисп. при Казанском ун-те. 1935. Т. LII, вып. 6. С. 39–59.
13. *Тертышников М.Ф.* Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья. Ставрополь: Ставропольсервисшкола, 2002. 240 с.
14. *Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Табачишина И.Е.* Амфибии и рептилии: Учебное пособие. Животный мир Саратовской области. Кн. 4. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2005. 116 с.

ОХРАНА АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ В ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

В.А. Преловский
Институт географии СО РАН, Иркутск, Россия;
amadeo81@mail.ru

PROTECTION AMPHIBIANS AND REPTILES IN EASTERN SIBERIA

V.A. Prelovskiy
Institute of Geography, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia

Природные богатства Восточной Сибири (ВС) все больше привлекают внимание со стороны правительства и промышленников. Промышленный бум второй половины XX в. сменился затяжным спадом 1990-х гг., но уже сейчас увеличиваются темпы заготовки леса, добычи полезных ископаемых, строительства жилых и промышленных объектов, наметился новый рост в сельском хозяйстве – всё это ведет к очередной волне антропогенного пресса на экосистемы. Территория ВС освоена неравномерно: южная часть – высоко урбанизированная и густонаселенная, центральная и северная части – слабо заселены и освоены в основном в местах, связанных с добычей природных ресурсов. В тоже время именно юг ВС является территорией обитания большинства видов земноводных и пресмыкающихся.

На территории ВС встречаются восемь видов земноводных и десять видов пресмыкающихся, что составляет 26% и 12% соответственно разнообразия герпетофауны России (Определитель ..., 1977; Сыроечковский и Рогачева 1980; Кузьмин 1999; Кузьмин и Семенов 2006; Щепина и др., 2009; Городилова, 2010; Дунаев и Орлова, 2012; Красная книга Забайкальского ..., 2012). Относительно недавно фауна пополнилась новым видом-вселенцем – *Pelophylax ridibundus* (Устинович, 2003; Городилова, 2010; личные данные). Упоминание в литературе еще двух видов (*Bufo viridis* и *Bufo gargarizans*) требует подтверждения. Для *B. viridis* указывается возможное обитание на юге Красноярского края и Хакасии, на основании чего вид был включен в красные книги Красноярского края (2004) и Хакасии (2004). По мнению Кузьмина (1999) жабы, встречающиеся в Забайкалье, должны относиться к *B. gargarizans*, но исследования последних лет не подтвердили наличия этого вида на территории Бурятии (Щепина и др., 2009).

Столь низкое видовое разнообразие герпетофауны связано с суровыми природно-климатическими условиями региона и историей её формирования. Но, с другой стороны, только здесь в пределах России встречаются четыре вида рептилий: *Phrynoscephalus versicolor kulagini*, *Eremias multiocellata bannikowi* и *E. przewalskii tuvensis*, находящихся на северном приделе своего распространения. Еще для четырех видов (*Bufo bufo*, *R. arvalis* L., *agilis* и *Natrix natrix scutata*) в ВС проходит восточная граница распространения, а для трёх (*Bufo raddei*, *Gloydius ussuriensis* и *Hyla japonica*) – западная. Практически все они малочисленны и занимают сравнительно небольшие территории, создавая тем самым кружева ареала. Глубоко на север за полярный круг проникают лишь *Salamandrella keyserlingii*, *Rana amurensis*, *R. arvalis* и *Zootoca vivipara*.

Одним из способов охраны природы является создание особо охраняемых природных территорий (ООПТ). К ним относятся прежде всего заповедники и национальные парки, которые представляют собой «острова» (ложноостровные биоты по Л.И. Малышеву (1980)) ненарушенных или слабо нарушенных экосистем в антропогенных ландшафтах ВС, что особенно характерно для более освоенного юга региона. В ВС сохранение биоразнообразия обеспечивается 18 заповедниками и 5 национальными парками, которые занимают всего около 3,6% территории региона. Разбросанность ООПТ и, зачастую, их островной характер существенно снижают возможности создания экологических коридоров между ними и проектирования единого экологического каркаса, обеспечивающего сохранение природных ландшафтов и биологического разнообразия ВС.

В своей работе Башинский и Леонтьева (2011) отмечают плохую обеспеченность охраны герпетофауны Южной Сибири, что на наш взгляд, не совсем так. На заповедных территориях встречаются все виды амфибий и рептилий, обитающие в ВС, за исключением уссурийского щитомордника и озерной лягушки – инвазийного вида (Табл. 1). Из 23 заповедников и национальных парков ВС, только в двух (Гыданский и Большой Арктический заповедники) не встречаются представители амфибий и рептилий, еще на территории двух заповедников (Таймырский и Путоранский) встречается только один вид – сибирский углозуб. Таким образом, вклад в сохранение разнообразия вносят 14 заповедников и 5 природных национальных парков. Высоким разнообразием видов (8–9) отличаются заповедники: Столбы, Саяно-Шушенский, Хакасский, Баргузинский; национальные парки – Шунерский бор, Прибайкальский и Тункинский. На территории этих ООПТ наиболее полно представлена региональная фауна амфибий и рептилий.

Таблица 1

Распространение амфибий и рептилий в ООПТ Восточной Сибири. Цифрами отмечены виды, включенные в региональные красные книги, соответственно номерам в списке литературы

Название ООПТ	<i>S. keyserlingi</i> ¹¹	<i>L. vulgaris</i> ^{7,11}	<i>B. bufo</i> ⁶	<i>B. raddei</i> ⁶	<i>H. japonica</i> ^{5,9}	<i>R. amurensis</i> ⁷	<i>R. arvalis</i> ⁹	<i>P. ridibunda</i> ⁷	<i>Ph. versicolor</i>	<i>E. argus</i> ^{5,9}	<i>E. multiocellata</i> ¹⁰	<i>E. przewalskii</i> ¹⁰	<i>L. agilis</i> ⁹	<i>Z. vivipara</i>	<i>E. dione</i> ^{5,6,7,9,11}	<i>N. natrix</i> ^{5,6,9,10,11}	<i>G. halys</i> ¹¹	<i>G. ussuriensis</i> ⁵	<i>V. berus</i> ^{9,10}
<i>Заповедники</i>																			
Азас	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	+
Байкало-Ленский	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+
Байкальский	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-
Баргузинский	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	+
Витимский	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Даурский	-	-	-	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-
Джергинский	+	-	-	?	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	+
Саяно-Шушенский	?	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	-	+
Сохондинский	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	+
Столбы	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	-	+
Тунгусский	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+
Убсунурская котловина	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	+	-	+	+	-	+
Хакасский	+	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	-	+
Центрально-сибирский	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+
<i>Национальные парки</i>																			
Алханай	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	+
Забайкальский	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-
Прибайкальский	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	-	+
Тункинский	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	+
Шушенский бор	+	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	-	+

В то же время заповедник Убсунурская котловина можно считать одним из наиболее уникальных, т.к. на его территории отмечено семь видов. Здесь же находятся единственные в России местообитания *Ph. v. kulagini*, *E. m. bannikowi* и *E. p. tuvensis*. Еще в двух заповедниках (Саяно-Шушенский и Даурский) охраняются виды (*Lissotriton vulgaris* и *E. a. barboursi*), не отмеченные в других ООПТ региона. Низкое видовое богатство Витимского, Тунгусского и Центральносибирского заповедников связано с их северным местоположением и довольно суровыми природно-климатическими условиями. Следует отметить, что в ряде ООПТ герпетофауна остается слабо исследованной и при более подробном изучении возможны находки ранее не отмеченных видов.

Если же брать регионы по отдельности, то ситуация с охраной герпетофауны складывается несколько иначе. Так, в Иркутской области под охрану не попала приангарская популяция *L. agilis*; в Бурятии *E. a. barbouri* не встречается на территории ООПТ; в Забайкальском крае не охраняется единственное местообитание *G. ussuriensis*. Относительно стабильная ситуация с охраной отдельных популяций редких видов в Красноярском крае, Хакасии и Туве, где сетью ООПТ федерального и регионального значения охвачены практически все значимые местообитания герпетофауны, а наиболее уязвимые виды включены в региональные Красные книги. В то же время стоит отметить поспешное включение в Красную книгу Красноярского края (2012) *P. ridibundus*, как уже говорилось, чужеродного для ВС вида. В первую очередь, следует вести мониторинг формирования нового очага обитания этого вида и препятствовать его дальнейшему распространению. *P. ridibundus* – пластичный, довольно прожорливый и плодовитый вид, значительно крупнее местных представителей амфибий (Определитель ..., 1977; Кузьмин, 1999), поэтому он однозначно будет конкурировать с местными видами амфибий, что может привести к их вытеснению, как это происходило в других местах его расселения (Даревский и Орлов, 1988; Чибилев, 1995; Межжерин и др., 2010; Vorburger and Reyer, 2003).

Анализ региональных Красных книг показывает, что в них присутствуют практически все отмеченные в ВС виды амфибий и рептилий. На наш взгляд, это связано не столько с реальными проблемами состояния видов в регионе, как с их слабой изученностью. Нехватка данных не позволяет реально оценить статус конкретного вида, факторы угрозы для его существования и возможные меры охраны, поэтому нередко региональные Красные книги «насыщены» видами, включенными не по его фактическому состоянию, а «про запас». Обратная ситуация с *Ph. v. kulagini* – вид включен в Приложение к Красной книге РФ, но при этом не вошел в Красную книгу Тувы. Нередко в Красных книгах присутствуют виды, не отмеченные в данном регионе: *L. vulgaris* (Хакасия), *B. viridis* (Хакасия и Красноярский край), *N. natrix* (Иркутская область и Забайкальский край) или виды, чьим существованием нет явных угроз: *R. amurensis* и *P. ridibundus* (Красноярский край), *R. arvalis* и *V. berus* (Бурятия), *H. japonica* (Забайкальский край).

Оценивая современное состояние видов герпетофауны ВС, их можно разделить на следующие группы:

Относительно благополучные виды. К таким относятся семь относительно широко распространенных видов (*S. keyserlingii*, *B. bufo*, *R. arvalis*, *R. amurensis*, *H. japonica*, *Z. vivipara* и *G. halys*). Практически все эти виды имеют значительные по площади ареалы, толерантны к хозяйственной деятельности человека и хорошо приспосабливаются к меняющимся условиям среды. В той или иной степени они освоили урбанизированные территории (за исключением *B. bufo* и *H. japonica*); нередко хозяйственная деятельность человека может приводить к расширению их ареалов и увеличению численности (Плешанова, 1985; Попов и Куницын, 2009; личные данные). Состояние известных нам популяций *B. bufo* оценивается как стабильное, а значительные флуктуации по годам зависят в большей степени от абиотических факторов и внутривидовых механизмов регулирования численности. В Иркутской области *B. bufo* обитает в заказниках Лебединые озера и Зулумайский, в Красноярском крае и Хакасии встречается на территории четырёх заповедников (Табл. 1), где она довольно обычна. В этих регионах популяциям *B. bufo* могут угрожать лесные пожары, рубки леса вблизи водоемов и их непосредственное загрязнение. В Забайкалье для *H. japonica* в последнее время отмечено увеличение численности и появление новых местообитаний за счет их саморасселения (Щепина и др., 2009; Красная книга Забайкальского ..., 2012).

Виды, численность которых постепенно сокращается на всей территории ВС. К этой группе относятся *Elaphe dione* и *N. n. scutata*. Основными причинами сокраще-

ния численности этих видов является разрушение местообитаний и прямое преследование со стороны человека. Усиление рекреационной нагрузки на горячие источники – основные местообитания *N. n. scutata* на восточном побережье Байкала – привели к вытеснению и значительному снижению его численности. Нередко ужи и полозы гибнут от рук людей, путающих их с ядовитыми видами. Повсеместное сокращение *E. dione* отмечено во второй половине XX в. в Хакасии и Красноярском крае (Красная книга Красноярского..., 2012).

Виды с постепенно сокращающимися отдельными популяциями на территории ВС (*Bufo raddei*, *L. agilis* и *Vipera berus*). Сокращение численности *B. raddei* отмечено на побережье пролива Малое море и о. Ольхон, где усиление рекреационной нагрузки, застройка побережья турбазами, загрязнение водоемов горюче-смазочными материалами и частые весенние палы привели к значительному снижению их численности и сокращению местообитаний. Особенно остро стоит проблема на Ольхоне. Изоляция от материковых популяций и отсутствие мер охраны со стороны Прибайкальского национального парка на фоне возрастающей нагрузки может привести к её скорому исчезновению на острове. Это также касается и *E. dione*, численность которого на Ольхоне также сокращается. Распашка степной зоны в Приангарье привела к значительному сокращению ареала обитания *L. agilis*. В то же время в степных районах Хакасии и юга Красноярского края она является многочисленной даже при сильных антропогенных преобразованиях, за счет сохранения хорологических ядер популяций в местах, не пригодных для распашки и выпаса скота, а также на территории ООПТ. В Туве прямое истребление, разрушение местообитаний приводит к сокращению численности *V. berus* (Красная книга Республики Тыва, 2002).

Виды неясного положения. К таким относятся *L. vulgaris*, *P. ridibundus*, *Ph. v. kulagini*, *E. a. barbouri*, *E. m. bannikowi* и *E. p. tuvensis*. В литературе описываются два места находок *L. vulgaris* в Красноярском крае (Сыроечковский и Рогачева, 1980; Городилова, 2010), но по ним сложно судить о его состоянии в регионе. *P. ridibundus*, непреднамеренно интродуцированная в водоемы Хакасии и Красноярского края, в настоящее время продолжает расселяться, а последствия её внедрения еще только предстоит изучить. О современном состоянии популяций остальных видов практически нет новых данных.

Список литературы

1. Башинский И.В., Леонтьева О.А. Роль заповедников в сохранении герпетофауны России / Географические основы формирования экологических сетей в России и Восточной Европе. Ч. 1. Мат-лы электронной конф. М.: КМК, 2011. С. 25-30.
2. Городилова С.Н. Эколого-фаунистический анализ земноводных (Amphibia) лесостепи Средней Сибири / Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2010. 27 с.
3. Даревский И.С., Орлов Н.Л. Редкие и исчезающие животные. Земноводные и пресмыкающиеся. М.: Высш. шк., 1988. 463 с.
4. Дунаев Е.А., Орлова В.Ф. Земноводные и пресмыкающиеся России. М.: 2012. 320 с.
5. Красная книга Забайкальского края. Животные. Новосибирск, 2012. 344 с.
6. Красная книга Иркутской области. Иркутск, 2010. 480 с.
7. Красная книга Красноярского края. Т. 1. Изд-е 3. Красноярск, 2012. 205 с.
8. Красная книга Красноярского края. Красноярск, 2004. 254 с.
9. Красная книга Республики Бурятия. Улан-Удэ, 2005. 328 с.
10. Красная книга Республики Тыва. Животные. Новосибирск, 2002. 167 с.
11. Красная книга Республики Хакасия. Новосибирск, 2004. 320 с.
12. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. Москва: КМК, 1999. 298 с.
13. Кузьмин С.Л., Семенов Д.В. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. М.: КМК, 2006. 139 с.

14. *Мальшиев Л.И.* Изолированные охраняемые территории как ложноостровные биоты // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 3. С. 338–349.
15. *Межжерин С.В., Морозов-Леонов С.Ю., Ростовская О.В., Соболенко Л.Ю.* Реконструкция реколонизации ареала вида на основе анализа географической изменчивости аллозимов Ldh-B прудовой лягушки *Rana esculenta (=lessanae)* / Доповіді Національної академії наук України. 2010. № 2. С. 164–169.
16. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР / М.: 1977. 415 с.
17. *Плешанова Г.И.* Земноводные и пресмыкающиеся в антропогенных ландшафтах Верхнего Приангарья // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1985. Вып. 6. С. 168–169.
18. *Попов В.В., Куницын А.А.* К распространению амфибий и рептилий в верхней части бассейна р. Чона (Катангский район, Иркутская область) // Байкальский зоологический журнал. 2009. № 1. С. 46–47.
19. *Сыроечковский Е.Е., Рогачева Э.В.* Животный мир Красноярского края. Красноярск, 1980. 360 с.
20. *Устинович Е.А.* Новый элемент фауны амфибий в Хакасии (О находке озерной лягушки *Rana ridibunda* Pallas, 1771 в Хакасии) // Экология Южной Сибири и сопред. территорий. Мат-лы VII Междунар. науч. конференции. Красноярск, 2003. С. 104.
21. *Чибилев А.Л.* Земноводные и пресмыкающиеся Оренбургской области и их охрана / Материалы для Красной книги Оренбургской области. Екатеринбург, 1995. 21 с.
22. *Щепина Н.А., Борисова Н.Г., Балданова Д.Р., Руднева Л.В.* Земноводные Бурятии. Улан-Удэ: 2009. 148.
23. *Vorburger C., Reyer H.-U.* A genetic mechanism of species replacement in European waterfrogs // Conservation Genetics. 2003. V. 4. P. 141–155.

БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДВУХ ВИДОВ ЯЩЕРИЦ РОДА *TAKYDROMUS* В ОКРЕСТНОСТЯХ Г. АРСЕНЬЕВ

Е.Ю. Семенничева¹, И.В. Маслова²

¹Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия

²Приморский Океанариум ДВО РАН, Владивосток, Россия

¹semenkaty@gmail.com, ²irinarana@yandex.ru

BIOTOPE DISTRIBUTION OF TWO LIZARD SPECIES OF THE GENUS *TAKYDROMUS* NEAR ARSENYEV

E.Y. Semenishcheva¹, I.V. Maslova²

¹Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russia

²Primorsky Aquarium, -Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences,

Vladivostok, Russia

В литературе указывается на достаточно четкое распределение корейской (*Takydromus wolteri* Fisch., 1885) и амурской (*Takydromus amurensis* Peters, 1881) долгохвосток по различным биотопам. В России эти виды обитают только в южной части Дальнего Востока (Банников и др., 1977). Известно, что *T. wolteri* предпочитает населять не занятые лесом пространства, в основном это – луга, остепненные долины рек, болота (Терентьев и Чернов, 1949; Коротков, 1985; Лаптев и др., 1995), а *T. amurensis* встречается в широколиственных и кедрово-широколиственных лесах (Коротков, 1974; Банников и др., 1977).

В 2004 г. в районе г. Арсеньев нами впервые была обнаружена популяция *T. wolteri* в нетипичном для нее местообитании – в лесной зоне (Маслова, 2005; Семенничева, 2010). В связи с этим мы решили более детально исследовать биотопическую приуроченность долгохвосток. Целью данной работы является оценка биотопической приуроченности двух видов ящериц рода *Takydromus* в окрестностях г. Арсеньев.

Приморский край характеризуется большим ландшафтным разнообразием (Карта..., 1969; Куренцов, 1965). Район, выбранный нами в качестве модельного участка, расположен в предгорьях Сихотэ-Алиня, на правом берегу р. Арсеньевка (приток Уссури) и также характеризуется большим разнообразием биотопов (как открытого типа, так и лесного). Рельеф представляет собой аллювиальную равнину, переходящую в восточном и юго-восточном направлениях в предгорье Халазинского хребта. Здесь встречаются оба вида этого рода: *T. wolteri* и *T. amurensis*.

Исследование проводилось течение нескольких лет: 2005–2006, 2009–2011, 2013 гг. (май–октябрь). Учеты относительного обилия велись по стандартной методике на линейных трансектах (Гаранин и Даревский, 1987) с шириной полосы 3-5 м, при протяженности от 1 км до 1,2 км. В окрестностях г. Арсеньев, согласно принятой номенклатуре, мы выделили следующие основные биотопы (Карта..., 1969; Куренцов, 1965):

1. С северной и северо-восточной сторон (относительно г. Арсеньев) по долине р. Арсеньевка преобладают: рисовые поля с фрагментами тростниковых, травянистых и ивовых зарослей; заросли полыни, лебеды, и прочей крупнотравной сорной растительности в пределах сельскохозяйственного ландшафта.

2. В гористой области преобладают: мелколиственные леса; вторичные липово-широколиственные леса;

3. С восточной и юго-восточной сторон доминируют: вторичные дубовые леса и вторичные липово-широколиственные леса.

4. На юге и юго-западе от Арсеньева в основном встречаются ивовые и черемухово-ивовые приречные заросли; разнотравные залежи на месте заброшенных полей и огородов.

T. wolteri зарегистрирована в шести местообитаниях в окрестностях г. Арсеньев из семи перечисленных. Этот вид обычен, а местами многочислен в мелколистных и во вторично дубовых и липово-широколиственных лесах, редка на рисовых полях, в пределах сельскохозяйственных ландшафтов, а также на местах заброшенных полей и огородов, и не был обнаружен в биотопе «ивовые и черемухово-ивовые приречные заросли». Интересно, что численность этого вида оказалась значительно выше во вторично-широколиственных лесах, чем на открытых участках, что соответствует литературным данным.

T. amurensis в окрестностях г. Арсеньев обычна во вторично дубовых и липово-широколиственных лесах, редка в ивовых и черемухово-ивовых приречных зарослях, не встречена ни в одном из биотопов, расположенных севернее и северо-восточнее города.

Помимо того, что мы обнаружили *T. wolteri* в не типичных для нее местах обитания, также в лесной зоне были найдены участки совместного обитания двух видов. Хотя Ю.М. Коротков (1985) в своей монографии утверждает: «Там, где в одной местности встречаются оба вида, обитание у них четко дифференцировано: корейская долгохвостка занимает луга, открытые болота, а амурская долгохвостка – лесные поляны, опушки».

Для более детального исследования совместного сосуществования двух видов ящериц были проведены учеты на 3 маршрутных линиях по лесным биотопам на различной высоте над уровнем моря. Первый и второй маршрут были проложены в лесной зоне горы Обзорная, где ранее были обнаружены зоны синтопии обоих видов. В разные годы и сезоны на первом участке было проведено 8 учетов, а на втором – 5.

Закладке третьего маршрута послужило то обстоятельство, что в 2006 г. в 6 км на северо-восток от г. Арсеньев в мелколистном лесу было найдено несколько особей *T. wolteri*. Нам стало интересно, обитает ли на данной территории *T. amurensis*, и в 2013 г. мы провели учеты на данном участке. В ходе исследования не было обнаружено ни одной особи вышеуказанного вида. Данные по учетам о встречаемости долгохвосток в окрестностях г. Арсеньева представлены в табл. 1.

Таблица 1

Численность *Takydromus wolteri* и *T. amurensis* на трех маршрутах в окрестностях г. Арсеньев

Маршрут	L, (км)	Высота н.у.м. (м)	Количество экз. (min-max)		Встречаемость (экз./км) (min-max)		Средняя встречаемость (экз./км)	
			<i>T. amurensis</i>	<i>T. wolteri</i>	<i>T. amurensis</i>	<i>T. wolteri</i>	<i>T. amurensis</i>	<i>T. wolteri</i>
№ 1	1	315	2–7	0–4	2–7	0–4	4	1,4
№ 2	1,2	290	0–5	5–23	0–4,2	4,2–19,2	0,9	9,4
№ 3	1	75	–	30	–	30	–	30

Примечание: маршруты: № 1 – широколиственный лес, где доминируют дуб монгольский, черная береза и липа амурская на северо-западном склоне г. Обзорная (участок грунтовой дороги); № 2 – липово-широколиственный лес на северо-западном склоне г. Обзорная (участок грунтовой дороги); № 3 – мелколистный лес на границе с сельскохозяйственными угодьями (участок вокруг искусственного озера).

Полагаем, что данные наших учетов являются в большой мере относительными, так как сведения, получаемые на каждом конкретном маршруте, очень сильно зависели от сроков наблюдения (суточных и годовых) и погоды. Так, например, в конце августа 2005 г. на маршруте № 2 было встречено 17 *T. wolteri*, а в первых числах мая 2009 г. при вторичном учете на этом же участке было поймано всего 9 особей. Тем не менее можно предположить, что *T. amurensis* является более биотопически консервативным видом и избегает открытых участков, а также чаще отмечается на больших высотах, чем *T. wolteri*.

В ходе изучения биотопической приуроченности двух видов ящериц рода *Takydromus* в окрестностях г. Арсеньев (Приморский край) выяснено, что *T. wolteri* населяет не только открытые пространства, но и лесные. При этом приоритетом при расселении для этой ящерицы в данном районе исследования являются мелколистные и липово-широколиственные леса. В свою очередь *T. amurensis* была обнаружена только в типичных для нее биотопах лесной зоны. Следовательно, можно считать *T. wolteri*

более экологически пластичным видом. Прослеживается высотная динамика распределения обоих видов. На больших высотах чаще отмечается *T. amurensis*, ближе к подножию горного хребта доминирует *T. wolteri*. В результате наших исследований выявлены зоны совместного обитания двух видов ящериц рода *Takydromus*. Это позволяет предположить, что дифференциация происходит не по местообитанию, а по другим критериям, что требует проведения дальнейших исследований.

Список литературы

1. Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 415 с.
2. Гаранин В.И., Даревский И.С. Методы изучения рептилий в заповедниках // Амфибии и рептилии заповедных территорий. М., 1987. С. 58–64.
3. Карта растительности бассейна реки Амур / Под редакцией В.Г. Сочавы М.: Гл. упр. Геодезии и картографирования СССР, 1968.
4. Коротков Ю.М., Щинов В. П. Новые данные по экологии долгохвостки (*Tachydromus amurensis*) на юге Дальнего Востока // Некоторые вопросы биологии и медицины на Дальнем Востоке. Владивосток: БПИ ДВНЦ АН СССР, 1968 С. 152–153.
5. Коротков Ю.М. Материалы по экологии амурской долгохвостки *Tachydromus amurensis* Peters // Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР. Владивосток: БПИ ДВНЦ АН СССР, 1974. С. 167–171.
6. Коротков Ю.М. Потенциальная репродуктивность популяции некоторых амфибий и рептилий // Биологические исследования на Дальнем Востоке. Материалы юбилейной отчетн. сессии Биолого-почвенного института за 1973 год. Владивосток: БПИ ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 102–106.
7. Коротков Ю.М. Наземные пресмыкающиеся Дальнего Востока. Владивосток: Дальневосточное книжное изд-во, 1985. 133 с.
8. Куренцов А.И. Зоогеография Приамурья. М.-Л.: Наука, 1965. 155 с.
9. Лаптев А.А., Маковкин Л.И., Медведев В.Н., Салькина Г.П., Сундуков Ю.Н. Кадастр наземных позвоночных животных Лазовского заповедника. Владивосток: Дальнаука, 1995. С. 8–9.
10. Маслова И.В. Новые данные по распространению корейской долгохвостки (*Tachydromus wolteri* Fischer, 1885) в Приморском крае и вопросы ее охраны // Матер. VII Дальневост. конф. по заповедному делу, 2005. С. 171–174.
11. Семенщица Е.Ю. Отдельные аспекты морфологии, биологии, экологии ящериц рода *Takydromus* в Приморском крае // Материалы IX региональной конференции студентов, аспирантов вузов и научных организаций дальнего Востока России. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 2010. С. 186–187.
12. Терентьев П.В., Чернов С.А. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Советская наука, 3-е изд., 1949. 340 с.

К ЭКОЛОГИИ *RANA DALMATINA* (ANURA, RANIDAE) НА ТЕРРИТОРИИ ПРИКАРПАТЬЯ (УКРАИНА)

Н.А. Смирнов

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины, Киев, Украина
Черновицкий национальный университет имени Юрия Федьковича, Черновцы, Украина
Черновицкий областной краеведческий музей, Черновцы, Украина
nazarsm@rambler.ru

ON THE ECOLOGY OF *RANA DALMATINA* (ANURA, RANIDAE) IN THE TERRITORY OF THE CIS-CARPATHIANS (UKRAINE)

N.A. Smirnov

National Museum of Natural History NAS of Ukraine, Kyiv, Ukraine
Yuriy Fedkovych Chernivtsi National University, Chernivtsi, Ukraine
Chernivtsi Regional Museum, Chernivtsi, Ukraine

Исследования прыткой лягушки (*Rana dalmatina* Fitzinger, 1839) в Украине ранее проводились исключительно на территории Закарпатья (Полушина и Кушнирук, 1963; Кушнирук, 1968; Щербак и Щербань, 1980; Кузьмин, 2012; и др.), поскольку считалось, что ее распространение ограничено указанным регионом. Информация об экологических особенностях популяций этого вида, обитающих северо-восточнее от главного хребта Украинских Карпат, где, как теперь известно, он довольно широко распространен, практически отсутствует. В связи с этим цель нашей работы – исследование экологии и биологии *R. dalmatina* в прикарпатском регионе Украины. В предлагаемом сообщении представлены предварительные итоги изучения биотопического распределения, сезонной активности и некоторых аспектов репродуктивной биологии прыткой лягушки.

Настоящее исследование основывается на результатах полевых изысканий автора, проведенных в 2006–2013 гг. в административных границах Ивано-Франковской, Львовской и Черновицкой областей Украины (значительная часть материала собрана на двух стационарах – заказник «Цецино» и лесопарк «Гарячий Урбан» в г. Черновцы). Описание нерестовых водоемов проводили по схеме, включающей географическое расположение, окружающие биотопы, тип водоема, его площадь, максимальная глубина, проточность, открытость, прозрачность воды, период существования, происхождение, % покрытия водного зеркала растениями, расстояние до края леса, физико-химические параметры воды (температура, общая минерализация, электропроводимость, рН и окислительно-восстановительный потенциал) и ряд других. Все промеры проводили штангенциркулем с точностью 0,1 мм. Количество икринок в кладках устанавливали путем прямого подсчета. Физико-химические параметры воды в нерестовых водоемах определяли портативным тестером Ezodo 7200 (GOnDOElectronic Co., Тайвань). Статистический анализ данных проводили с помощью программы Statistica 6.0.

Согласно результатам наших исследований, распространение прыткой лягушки в Прикарпатье и на смежных территориях носит весьма широкий характер и в значительной степени определяется наличием подходящих биотопов (Смирнов, 2013). Этот вид явно тяготеет к массивам разреженных широколиственных лесов с преобладанием бука, дуба и граба, хотя может обитать также в смешанных лесонасаждениях, где, кроме названных выше пород деревьев, произрастают ель и пихта. Изредка встречается в небольших лесопосадках, пойменных и островных лесах, кустарниках вдоль мелиоративных каналов среди сельхозугодий и на влажных лугах, граничащих с лесом. Распределение особей вида в лесных массивах неравномерно. Обычно *R. dalmatina* обитает на опушках и полянах среди травы, на заросших травянистой растительностью просеках и заброшенных лесных дорогах. В лесах избегает участков с густым подлеском или ли-

шенных травянистой растительности, а чаще всего встречается на своеобразных «пятнах», покрытых осокой (*Carex* sp.), барвинком (*Vinca* sp.), подмаренником (*Galium* sp.) и копытнем европейским (*Asarum europaeum*).

Прыткая лягушка принадлежит к ранневесенним видам амфибий – первые особи появляются возле нерестовых водоемов уже спустя несколько дней после оттаивания на них льда (обычно это вторая–третья декада марта) и практически сразу приступают к размножению. В окрестностях г. Черновцы первых амфибий в водоемах наблюдали 17.03.2007 г., 25.03.2010 г., 21.03.2011 г., 20.03.2012 г., 2.04.2013 г. Лягушки чаще всего встречаются при температуре воды 6–14°C и воздуха – 10–18°C, хотя самцы, которые появляются на несколько дней раньше самок, могут проявлять активность при температуре воды +2,5°C и воздуха +5,5 °C. Для размножения используются объемы воды различных типов, их краткую характеристику приведем ниже (n=31).

Прыткие лягушки предпочитают бессточные водоемы, которые возникают ранней весной в результате наполнения талой водой понижений рельефа (48,3% случаев), реке – лужи в колеях автомобилей (16,1%), заболоченные участки (12,9%), придорожные рвы, расширения ручьев и пруды (по 6,5%), а также озера (3,2%). В преобладающем большинстве случаев (87,0%) они имеют сезонный характер – наполняются при таянии снега и значительную часть теплого периода года существуют за счёт атмосферных осадков, часто полностью высыхая к концу лета; значительно реже (по 6,5%) – это постоянные либо эфемерные (существующие от нескольких дней до нескольких недель) объемы воды. В их ближайшем окружении (на расстоянии до 50 м) располагаются широколиственный лес (67,7%), луг и кустарник (по 25,8%), смешанный лес (19,4%) и сельхозугодия (12,9%), а в некоторых случаях – сад и пастбище (по 3,2%). Обычно вся (41,9%) или некоторая часть (32,3%) площади водного зеркала находится под кронами деревьев, хотя нерест может проходить и в полностью открытых местах (25,8%). Чаще всего это неглубокие (таблица) непроточные (96,8%) водоемы природного происхождения (67,7%) с прозрачной водой (74,2%), практически лишенные высшей водной и прибрежной растительности (74,2%), но с опавшими листьями на дне (96,8%). Вода на нерестилищах в основном характеризуется как умеренно пресная со слабощелочной или слабощелочной реакцией (см. Таблицу 1). Интересно, что в одном из исследованных водоемов, где значения pH в период нереста колебались от 4,7 до 6,3, несмотря на то, что на протяжении трех недель постоянно регистрировали 5–10 вокализирующих самцов, кладки и развивающиеся личинки обнаружены не были. Вероятно, это свидетельствует об избегании водоемов с чрезмерно кислой водной средой.

Таблица. 1

Некоторые параметры нерестовых водоемов прыткой лягушки

Параметры	n	M±m	min–max
Площадь, м ²	31	231,6±64,1	1,7–1600,0
Максимальная глубина, м	31	0,3±0,03	0,1–0,8
Покрытие водного зеркала растениями, %	31	7,2±3,5	0–80
Расстояние до края леса, м	31	24,7±10,9	0–230
Температура воды (нерест), °C	13	8,8±1,4	6,0–11,0
Температура воды (развитие эмбрионов)	23	11,4±4,8	4,5–21,0
Температура воды (развитие головастиков)	15	17,5±2,9	13,0–22,0
pH	29	7,1±0,1	4,7–8,2
Общая минерализация, мг/дм ³	22	300,9±56,9	80–998
Электропроводимость, мкСм	22	451,3±85,2	117–1493
Окислительно-восстановительный потенциал, мВ	22	146,9±8,9	45–253

Длительность нереста зависит от гипсометрической высоты пункта, погодных условий текущей весны, а также особенностей конкретного водоема. Обычно она составляет 1–2 недели (в некоторых случаях – до 3-х недель) и заканчивается в последних числах марта или первой половине апреля (наиболее поздние свежие кладки отмечены

нами 11.04.2012 г. и 16.04.2013 г.). Вокализирующие самцы и пары в амплексусе встречаются круглосуточно, хотя икра откладывается ночью. Во время нереста прыткие лягушки практически не создают большие скопления, как, к примеру, травяные (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758), с которыми они нередко размножаются в одних и тех же местах. Обычно в водоеме можно встретить до 10 особей *R. dalmatina* и лишь в отдельных случаях их может быть больше 50 или даже 100. Самцы активно передвигаются по водоему, разыскивая самок, и издают негромкие (слышные до 3–6 м) звуки, похожие на «кво-кво-кво». Учитывая, что количество самок существенно (в разы) меньше, самцы могут делать попытки спаривания с более крупными травяными лягушками (как самками, так и самцами; нами был зарегистрирован даже случай амплексуса сразу двух самцов прыткой лягушки с мертвым самцом *R. temporaria*). Поскольку в период размножения прытких лягушек нередко сохраняется нестабильная погода (возможны ночные заморозки и выпадение снега) бывают случаи гибели взрослых амфибий в водоемах. Обычно они не носят массового характера, но иногда могут привести к гибели значительной части группировки, размножающейся в отдельном водоеме. Например, в середине апреля 2013 г. в окрестностях с. Рудники Снятинского р-на Ивано-Франковской области в небольшом лесном водоеме автором обнаружено более 30 мертвых лягушек (преимущественно самцов).

Кладки икры имеют округлую или несколько овальную форму (диаметр составляет 8–14 см, объем – 75–250 мл, в них насчитывается 351–1127 икринок) и прикрепляются к веткам и другим подводным предметам на глубине 2–30 см под поверхностью. В водоеме они располагаются дисперсно, обычно на расстоянии нескольких метров друг от друга. Это является характерным отличием *R. dalmatina* от других видов бурых лягушек местной фауны (Bonk et al., 2012). Следует сказать, что откладка икры порциями по 15–50 икринок, упоминаемая в литературе (Щербак и Щербань, 1980; Кузьмин, 2012), нами в естественных условиях отмечена не была. Впрочем, в аквариуме в ночь с 29 на 30 марта 2012 г. самка длиной 60 мм отложила 542 икринки 10-ю комками (по 19–153 в каждом). Выклев эмбрионов в окрестностях Черновцов регистрировали 20.04.2012 г. и 25.04.2013 г. (длина только что вылупившихся эмбрионов составляет 7,0–9,7 мм). Метаморфоз наступает спустя два месяца, обычно во второй половине июня; длина тела сеголеток колеблется от 15,3 до 19,5 мм.

В период своего развития личинки находятся под постоянным прессом внешних факторов, которые еще до наступления метаморфоза могут приводить к элиминации значительной части или даже всего населения головастиков в определенной местности или конкретном водоеме. Например, из-за недостаточного количества осадков в период развития икры и личинок прытких лягушек (особенно в июне), нерестовые водоемы могут существенно обмелеть или полностью высохнуть до того, как личинки закончат метаморфоз. В отдельные годы такая ситуация приводит к гибели значительной части головастиков, поскольку метаморфоз успевают пройти лишь немногие (либо те, развитие которых проходило в сравнительно глубоких водоемах, где вода задерживается несколько дольше). Судя по сведениям о количестве осадков в известных местах обитания *R. dalmatina* в Прикарпатье (данные извлекали из базы WorldClim v. 1.4 (www.worldclim.org) с помощью программы Diva-Gis v. 7.5 (www.diva-gis.org)), для обитания вида подходят территории, где в мае–июне выпадает 170–187 мм осадков (из них 97–106 мм в июне) при их суммарном количестве за год 610–727 мм.

Влияние на численность головастиков может оказывать также пресс хищников. Так, по нашим наблюдениям в лесопарке «Горячий Урбан» (2012 г.) в период развития головастиков у нерестовых водоемов концентрируются молодые обыкновенные ужи (*Natrix natrix* Linnaeus, 1758) которые активно охотятся на личинок, истребляя их в больших количествах. Впрочем, несмотря на это, ужи, вероятно, не оказывают губи-

тельного влияния на население головастиков определенного водоема. Гораздо сильнее сказывается пресс беспозвоночных хищников. Так, в одном из наблюдаемых водоемов, несмотря на то, что количество личинок в начале развития было значительно, уже во второй половине мая мы не регистрировали ни одного головастика. Зато здесь отмечено множество имаго и личинок плавунцов (семейство Dytiscidae) и гладышей (*Notonecta glauca* (Linnaeus, 1758)). По нашему мнению, именно они стали причиной гибели локальной группировки головастиков в текущем году.

После метаморфоза молодые лягушки расселяются на прилежащие к нерестовым водоемам территории, покрытые лесом. В период до первой зимовки их размеры существенно увеличиваются (длина тела сеголеток перед зимовкой составляет 25,8–28,1 мм). В литературе указывается, что половозрелыми прыткие лягушки становятся на третьем (Кузьмин, 2012) или четвертом (Щербак и Щербань, 1980) годах жизни. Впрочем, изучение материала из Черновицкой области дало возможность другим исследователям заключить, что половой зрелости лягушки достигают на втором году жизни при длине тела более 45 мм (Ремінний, 2010). По нашим наблюдениям вторичные половые признаки (брачные мозоли) у самцов *R. dalmatina* из Прикарпатья формируются уже при длине тела около 40 мм. При этом минимальные размеры отмеченных на нересте особей составляли 41 мм, хотя преобладали самцы с длиной тела 45–60 мм (85,7%; n=63). Учитывая сказанное, можно предположить, что как минимум некоторая часть самцов может впервые принимать участие в размножении уже после второй зимовки, хотя основу размножающихся группировок составляют особи, зимовавшие три раза и более.

Период активности *R. dalmatina* на территории Прикарпатья длится около 7,5–8 месяцев (до конца октября – первой декады ноября). Последние встречи активных лягушек в окрестностях г. Черновцы датируются 21.10.2006 г., 2.11.2008 г., 19.10.2012 г. (температура воздуха составляла 10–15° С).

Работа частично выполнена в рамках госбюджетной темы «Организация мониторинга современных тенденций динамики раритетной флоры и фауны Буковины в связи с изменениями климата с использованием ГИС-технологий» (№ госрегистрации 0113U003244).

Список литературы

1. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. 370 с.
2. Кушнирук В.А. Земноводные западных областей Украины. Дис. ... канд. биол. наук. Черновцы, 1968. 208 с.
3. Полушина Н.А., Кушнирук В.А. Об экологии прыткой лягушки (*Rana dalmatina* Bonaparte) // Зоол. журнал, 1963. Т. 42, № 12. С. 1881–1884.
4. Ремінний В.Ю. Земноводні Дністровсько-Дніпровської лісостепової провінції: видовий склад, поширення, вікова структура популяцій. Дис. ... канд. біол. наук. Київ, 2010. 172 с.
5. Смирнов Н.А. Распространение *Rana dalmatina* (Ranidae, Anura) в Украине // Совр. герпетология. 2013. Т. 13, вып. 1/2. С. 47–57.
6. Щербак Н.Н., Щербань М.И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев: Наук. думка, 1980. 268 с.
7. Bonk M., Bury S., Hofman S., Szymura J.M., Pabijan M. A reassessment of the northeastern distribution of *Rana dalmatina* (Bonaparte, 1840) // Herpetology Notes, 2012. V. 5. P. 345–354.

**НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ОСТЕОЛОГИИ
ГАДЮКОВЫХ ЗМЕЙ (VIPERIDAE LAURENTI, 1768)**

П.Б. Снетков

*Кафедра Зоологии позвоночных Биолого-почвенного факультета
Санкт-Петербургского государственного университета, Санкт-Петербург, Россия
snetkovpb@mail.ru*

**NEW DATA ON THE OSTEOLOGY
OF VIPERID SNAKES (VIPERIDAE LAURENTI, 1768)**

P.B. Snetkov

*Department of Vertebrate zoology, faculty of Biology and Soil Science,
St. Petersburg state university, St. Petersburg, Russia.*

Семейство Viperidae включает около 40 современных родов и традиционно подразделяется на три подсемейства: Viperinae Oppel, 1811 (собственно гадюковые змеи), Crotalinae Oppel, 1811 (ямкоголовые змеи) и Azemiopinae Liem et al., 1971 (бирманские гадюки) (Liem et al., 1971; Zug et al., 2001). Положение рода *Causus* Wagler, 1830 (жабы гадюки) остается дискуссионным (Zug et al., 2001). Часто его рассматривают в составе подсемейства Viperinae (Herrman et al., 1999; Zug et al., 2001; и др.), но некоторые исследователи выделяют его в отдельное подсемейство Causinae Core, 1859 на основании иммунологических (Cadle, 1992; Herrman and Joger, 1995) и морфологических (Hoge and Romano-Hoge, 1980; Groombridge, 1986) данных. Система гадюковых змей в последние годы претерпела значительные изменения. Так, например, род *Trimeresurus* Lacépède, 1804 был разделен на несколько родов (Malhotra and Thorpe, 2004), на два рода был разделен род *Ovophis* Burger, 1881 (Malhotra and Thorpe, 2004), был сведен в синоним род *Zhaoermia* Gumprecht et Tillack, 2004 (Guo et al., 2007). С целью прояснить филогенетические отношения в семействе Viperidae разными авторами были проведены исследования, опирающиеся на молекулярные (Malhotra and Thorpe, 2004; Wüster et al., 2008 и др.), иммунологические (Herrman and Joger, 1997) и морфологические (Marx et Rabb, 1965; Groombridge, 1980; Ashe and Marx, 1988) данные. Результаты этих исследований во многом противоречат друг другу, поэтому сохраняется необходимость в получении новых данных, которые могли бы прояснить филогенетические отношения гадюковых змей.

В настоящей работе ставится цель – получить достаточно полную информацию о строении скелета ряда гадюковых змей Старого Света. Для этого было выделено 63 скелетных признака, восемь из которых были взяты из статьи Гуо с соавторами (Guo et al., 2010). Из фиксированных и замороженных экземпляров из коллекции отделения герпетологии Зоологического института РАН с помощью мацерации, химической обработки и механической очистки был подготовлен остеологический материал для следующих видов: *Daboia russelli* (Shaw et Nodder, 1797), *Macrovipera lebetina* (Linnaeus, 1758), *Trimeresurus venustus* Vogel, 1991 (2 экз.), *T. hageni* (Lidth de Jeude, 1886), *T. erythrurus* (Cantor, 1839), *T. fasciatus* (Boulenger, 1896), *T. purpureomaculatus* (Gray, 1832), *Popeia popeorum* (M. A. Smith, 1937), *Cryptelithrops albolabris* (Gray, 1842), *Viridovipera stejnegeri* (Schmidt, 1925) (3 экз.), *V. vogeli* (David, Vidal et Pauwels, 2001), *Himalayophis tibetanus* (Huang, 1982), *Protobothrops mucrosquamatus* (Cantor, 1839), *Zhaoermia mangshanensis* (Zhao, 1990), *Tropidolaemus wagleri* Boie, 1827, *Ovophis tonkinensis* (Bourret, 1934), *Gloydus blomboffi* (Boie, 1826), *Azemiops feae* Boulenger, 1888.

Несколько экземпляров других видов в настоящий момент находятся на мацерации. Из остеологической коллекции отделения Герпетологии Зоологического института РАН были взяты готовые экземпляры видов: *Pelias berus* (Linnaeus, 1758), *Echis carinatus* (Schneider, 1801), *Cerastes cerastes* (Linnaeus, 1758), *Pseudocerastes persicus* (Duméril,

Bibron et Duméril, 1854), *Causus rhombeatus* (Lichtenstein, 1823), *Bitis arietans* (Merrem, 1820), *Calloselasma rhodostoma* (Kuhl, 1824), *Hypnale hypnale* (Merrem, 1820), *Protobothrops flavoviridis* (Hallowell, 1861).

Данная работа является частью исследования по остеологии и филогении гадюковых змей, основными задачами которого в настоящее время являются дальнейшее накопление остеологического материала и проведение филогенетического анализа на основании данных о строении скелета.

Все включенные в исследование экземпляры были изучены по выделенным признакам. В результате обнаружилось некоторые отличия от имеющихся литературных данных (Guo et al., 2010). Так, у видов *Popeia popeorum* и *Viridovipera vogeli* отсутствует тонкий вентролатеральный отросток в задней части сочленовной кости. У двух экземпляров вида *Viridovipera stejnegeri* (самец и самка с горы Фансипан; провинция Лао Кай, Вьетнам) дорсальный отросток зубной кости равен по длине вентральному, что противоречит литературным данным (Guo et al., 2010), а у третьего экземпляра (самка из национального парка Там Дао, Вьетнам) уступает вентральному по длине. Последний из указанных экземпляров отличается от двух других также формой квадратной кости и тем, что на челюстной кости у него медиальнее основного зуба отсутствует дополнительный. Самка из провинции Лао Кай отличается от двух других экземпляров этого вида несколько иным направлением ретроартикулярного отростка на сочленовной кости. Два экземпляра вида *Trimeresurus venustus* (самки из Южного Тайланда) также демонстрируют внутривидовую изменчивость. Они отличаются друг от друга величиной медиально направленного отростка на сочленовной кости, расположенного спереди от ретроартикулярного, и положением отверстия на этой кости относительно медиального отростка.

Автор благодарен своему научному руководителю Н.Л. Орлову за предоставленный материал и консультации, а также Н.Б. Ананьевой, И.Г. Данилову, Е.В. Сыромятниковой, К.Д. Мильто и другим сотрудникам отделения герпетологии за разностороннюю помощь. Исследования проводились при поддержке гранта РФФИ № 11-04-01170.

Список литературы

1. Ashe J.S., Marx H. Phylogeny of the viperine snakes (Viperinae): Part II. Cladistic analysis and major lineages // Fieldiana Zoology (N. S.), 1988. № 52. P. 1–23.
2. Cadle J.E. Phylogenetic relationships among vipers: immunological evidence / In: Campbell J.A., Brodie E.D. Jr. (eds): Biology of the pitvipers. Tyler, Texas (Selva), 1992. P. 41–48.
3. Groombridge B.C. A phyletic analysis of viperine snakes / Unpublished PhD thesis. London: City of London Polytechnic, 1980. 271 p.
4. Groombridge B.C. Phyletic relationships among viperine snakes / In: Rocek Z. (ed): Studies in herpetology. Prague: Charles University, 1986. P. 219–222.
5. Guo P., Malhotra A., Li P. P., Pook C. E., Creer S. New evidence on the phylogenetic position of the poorly known Asian pitviper *Protobothrops kaulbacki* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) with a redescription of the species and a revision of the genus *Protobothrops* // Herpetological Journal, 2007. № 17. P. 237–246.
6. Guo P., Jadin R.C., Malhotra A., Li C. An investigation of cranial evolution of Asian pitvipers (Serpentes: Crotalinae) with comments on phylogenetic position of *Peltopelorus macrolepis* // Acta Zoologica (Stockholm), 2010. № 91. P. 402–407.
7. Herrman H.W., Joger U. Molecular data on the phylogeny of African vipers – preliminary results / In: Llorento A., Mantori A., Santos X., Carretero M.A. (eds): Scientia herpetologica. Salamanca (Asociación Herpetologica Española), 1995. P. 92–97.

8. Herrman H.W., Joger U. Evolution of viperine snakes / In: Thorpe R.S., Wüster W., Malhotra A. (eds): Venomous snakes: Ecology, evolution and snake bite. Symp. Zool. Soc. Lond., 1997. № 70. P. 43–61.
9. Herrman H.W., Joger U., Lenk P., Wink M. Morphological and Molecular Phylogenies of Viperines: Conflicting Evidence? // Kaupia, Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte, 1999. № 8. P. 21–30.
10. Hoge A.R., Romano-Hoge S.A.L. Poisonous snakes of the world. I. Checklist of the pitvipers. Viperioidea, Viperidae, Crotalinae // Mem. Inst. Butantan. São Paulo, 1980. № 42/43. P. 179–309.
11. Liem K.F., Marx H., Rabb G.R. The viperid snake *Azemiops*: Its comparative cephalic anatomy and phylogenetic position in relation to Viperinae and Crotalinae // Fieldiana Zoology, 1971. № 59. P. 1–126.
12. Malhotra A., Thorpe R.S. A phylogeny of four mitochondrial gene regions suggests a revised taxonomy for Asian pit vipers (*Trimeresurus* and *Ovophis*) // Molecular Phylogenetics and Evolution, 2004. № 32. P. 83–100.
13. Marx H., Rabb G.B. Relationships and zoogeography of the viperine snakes (family Viperidae) // Fieldiana Zoology, 1965. № 44. P. 161–206.
14. Wüster W., Peppin L., Pook C.E., Walker D.E. A nesting of vipers: Phylogeny and historical biogeography of the Viperidae (Squamata: Serpentes) // Molecular Phylogenetics and Evolution, 2008. № 49. P. 445–459.
15. Zug G.R., Laurie J.V., Caldwell J.P. Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. San Diego, California: Academic Press, 2001. 630 p.

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДА-ВСЕЛЕНЦА – *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* В УСЛОВИЯХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ

А.Г. Трофимов

Уральский федеральный университет, Екатеринбург, Россия
alexandertrofimov92@gmail.com

REPRODUCTIVE FEATURES OF INVASIVE SPECIES – *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* IN A SOUTHERN TAIGA

A.G. Trofimov

The Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia

Pelophylax ridibundus (Pallas, 1771) на Среднем Урале является типичным синантропным видом (Вершинин и Ильина, 2003), который был занесен на эту территорию 40–45 лет назад (Топоркова, 1978). На Южном Урале появление данного вида-вселенца впервые было отмечено в 1981 г., в г. Челябинск (Вершинин и Большаков 2007). Для автохтонного на Среднем Урале вида *Rana arvalis* (Nillson, 1842) известно, что плодовитость существенно зависит от двух параметров: длины тела самок и длины задних конечностей (коэффициента «длинноногости») при тех же размерах тела (Черданцев и др., 1997). В настоящее время нет информации о репродуктивной биологии среднеуральских популяций вида *P. ridibundus*.

Целью нашей работы являлось исследование плодовитости *P. ridibundus* из ряда популяций Среднего и Южного Урала и анализ зависимостей этого показателя от морфометрических параметров самок.

В зависимости от антропогенной нагрузки и техногенного загрязнения, выделяют 4 зоны: II зона – районы многоэтажной застройки; III зона – малоэтажная застройка; IV зона – лесопарковый пояс; К – контроль. Данная типизация подтверждена многолетними гидрохимическими анализами (Вершинин, 1997). Места сбора животных представлены в таблице 1.

Таблица 1

Места сбора *Pelophylax ridibundus* на Среднем и Южном Урале

Регион	Средний Урал			Южный Урал
Зона	II	III	IV	К
Место и время сбора	Екатеринбург ул. Декабристов (авг. 2002 г.), ул. Белинского (авг. 2002 г.) Верхний Тагил ТЭЦ (сент. 2010г.) Нижний Тагил р. Малая Кушва (авг. 2010 г.)	Екатеринбург р. Патрушиха (июль, сент. 2002 г), ул. Самолетная (авг. 2002 г.)	Екатеринбург лесопарк «Калиновские разрезь» (авг. 2004 и 2010 гг., июль 2009, апр. 2012 г.)	Челябинская обл. р. Миасс (май 2010 и 2012 гг.), оз. Кожаккуль (июнь 2012 г.) Оренбургская обл. р. Илек (май 2010 г.)

Всего было исследовано 49 самок из коллекционных материалов ИЭРиЖ УрО РАН, собранных в 2002, 2004, 2009, 2010 и 2012 гг. Проведены стандартные промеры длины бедра, голени и тела электронным штангенциркулем Kraftool 34460-150 с ценой деления 0,01 мм. Кроме этого был измерен коэффициент «длинноногости» (Герентьев и Чернов, 1949), показывающий расположение голеностопных суставов относительно друг друга, который имеет три варианта: 1 — суставы не касаются; 2 — суставы соприкасаются; 3 — суставы заходят друг за друга. Оценка плодовитости производилась прямым подсчетом пигментированных икринок в яичниках, независимо от стадии развития. Статистический анализ выполнен в программе Statistica Trial 10.0.1011.0 и MS Excel 2010, уровень значимости задавался для всех расчетов в 5%.

Плодовитость исследованных особей озерной лягушки колеблется в пределах от 395 икринок у самки из оз. Кожакуль до 6091 икринки у особи из лесопарка «Калиновские разрезь» г. Екатеринубрг. Для *P. ridibundus* с территорий Среднего Урала среднее значение составило $2204,13 \pm 346,16$ ($n=24$), для животных с Южного Урала оно равно $1099,96 \pm 109,79$ ($n=25$). Особи этих регионов статистически достоверно отличаются: $F(1,47)=9,56$; $p=0,003$. Можно говорить о том, что плодовитость данного вида на антропогенно трансформированных территориях значительно выше, чем на загородных территориях и территориях с малой техногенной нагрузкой.

Регрессионным анализом установлена положительная достоверная ($p=0,002$) связь ($R=44\%$) плодовитости с длиной тела, которая описывается уравнением $F_{ic} = -2457,54 + 46,96 \cdot L$ (Рис. 1). Полученные нами данные согласуются с результатами более ранних исследований, где установлена сходная корреляция плодовитости от длины тела озерной лягушки, обитающей в техногенных водоемах Среднего Урала, на уровне от 36% и 47% в Рефтинском и Верхнетагильском водохранилище соответственно, до 93% в водоеме-отстойнике Нижнетагильского металлургического комбината (Иванова и Жигальский, 2011; Фоминых и Ляпков, 2011).

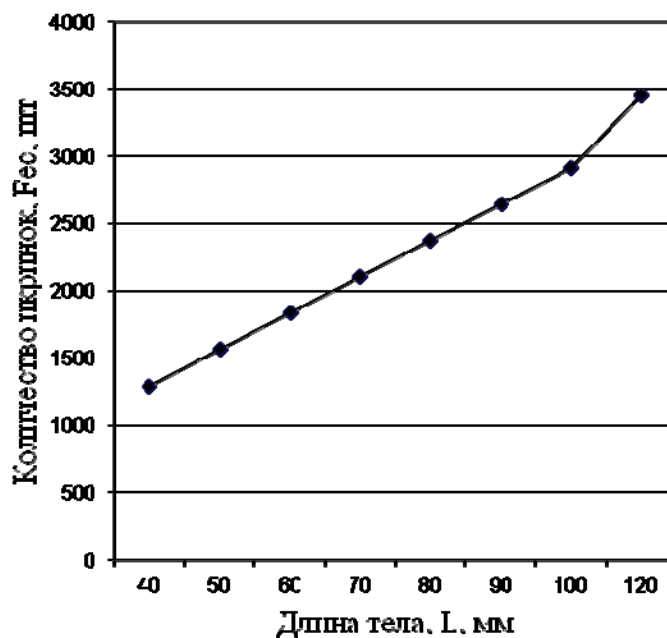


Рис. 1. Линейная модель зависимости плодовитости *Pelophylax ridibundus* от длины тела

Однофакторный дисперсионный анализ не выявил достоверной зависимости между плодовитостью озерной лягушки и длиной задних конечностей: $F(2,46)=1,89$ ($p=0,16$). 3 самки имели $KD=1$, 32 $KD=2$ и 14 $KD=3$. У фиксированного материала происходит уменьшение линейных размеров тела на 5-8% (Терентьев, 1950), что означает возможность изменения коэффициента «длинноногости» после фиксации. Кроме того, Терентьев отмечает, что у подвида *Rana ridibunda ridibunda*, в настоящее время имеющего ранг вида *P. ridibundus* (Кузьмин, 2012), $KD=2$ или 3, тогда как $KD=1$ встречается только у подвида *R. r. saharica*, обитающего в южных частях Закаспия и Закавказья (в настоящее время отдельный вид — *Pelophylax saharicus*). Если провести дисперсионный анализ только с двумя вариантами признака, отнеся особей с $KD=1$ в группу $KD=2$, то вероятность приближается к уровню значимости: $p=0,07$. Также возможно, что некоторые особи с прижизненным $KD=3$ после фиксации переместились в группу с $KD=2$, поэтому мы предполагаем, что плодовитость может достоверно зависеть от прижизненного значения длины конечностей самок и, соответственно, сопряжена с коэффициентом «длинноногости».

Однофакторный дисперсионный анализ зависимости плодовитости от степени урбанизации территории выявил достоверную связь признаков $F(2,46)=4,74$ ($p=0,013$). На селитебных территориях количество икринок в яичниках самок составило $2111,2\pm 489,32$ ($n=10$), что почти в два раза превышает плодовитость особей из контроля, равную $1099,96\pm 109,79$ ($n=25$).

Двухфакторный дисперсионный анализ показал достоверную зависимость плодовитости от морфы и длины тела: $F=4,37$ ($p=0,009$). Сходные результаты были получены на остромордой лягушке: у особей *striata* плодовитость ниже (Ищенко, 1978). Сравнение плодовитости полосатых и бесполосых особей озерной лягушки с помощью однофакторного дисперсионного анализа не выявило зависимости плодовитости от морфы (плодовитость *striata* незначимо ниже). В целом, плодовитость существенно увеличивается в популяциях антропогенно преобразованных территорий, в сравнении с популяциями из естественных местообитаний.

Тепловое загрязнение среды стало предпосылкой, создавшей благоприятные условия для воспроизводства озерной лягушки в местах заноса на Среднем Урале, подобные тем, которые существуют в южной части ее ареала (Щупак, 1990; Фоминых и Ляпков, 2011). На начальных этапах освоения новых экологических ниш в антропогенных ландшафтах Среднего Урала (во второй половине XX в.) размножение *P. ridibundus* происходило не каждый год (Вершинин, 1990). К настоящему времени успешное воспроизводство вида-вселенца наблюдается ежегодно, что свидетельствует об адаптации сформировавшихся популяций к условиям техногенных территорий Среднего Урала (Вершинин, 1990). Возрастает средняя плодовитость самок в градиенте урбанизации: максимальные среднепопуляционные значения плодовитости отмечаются в зоне малоэтажной застройки и составляют $3326,50\pm 775,60$ против $1099,96\pm 109,79$ в контроле. Эти данные близки к результатам исследования плодовитости озерной лягушки в водоемах-охладителях: $3272,9\pm 233,3$ для верхнетагильского и $5778,7\pm 267,5$ для рефтинского (Иванова и Жигальский, 2011), что может говорить о сходстве популяционного ответа на техногенную трансформацию среды и урбанизацию.

Хорошо известно, что антропогенные изменения среды оказывают негативное влияние на репродуктивную систему животных. Индивидуальная аккомодация организма весьма энергозатратна, поэтому частичная адаптация амфибий к загрязнению происходит за счет энергетических запасов организма (Тарасенко и Тарасенко, 1988). При низком уровне жирности гонад, гликогена печени и малой общей калорийности происходит задержка созревания самок на год (Аврамова и др., 1977). Умеренное или слабое питание вызывает достоверное увеличение числа атретических ооцитов и редукцию массы яичников у *R. cyanophlyctis* (Saidapur and Prasadmurthv, 1988). Экспериментально показано, что воздействие химических веществ ведет к сокращению количества желтка и клеток гранулезы в фолликулах шпорцевых лягушек (Prameda and Saidapur, 1986). При сильном антропогенном воздействии у рыб отмечается массовая резорбция икры (Кошелев, 1988), что характерно и для земноводных городских территорий. Как снижение, так и увеличение плодовитости земноводных может характеризовать глубину деструктивных процессов в сообществе (Бобылев, 1989; Вершинин, 1995а, б). У самок озерной лягушки, зимующих в загрязненных водоемах, отмечается загнивание икры в яичниках (Косарева и Васюков, 1976).

Аналогичные негативные изменения отмечаются также в организме самцов амфибий из популяций антропогенных ландшафтов. Так, у самцов *P. ridibundus* городских агломераций обнаружены аномальные сперматозоиды на фоне интенсификации процесса сперматогенеза (Вершинин и др., 2012). Встречается отсутствие одного из семенников, что компенсируется гипертрофией второго (Реминный, 2005). Воздействие поллютантов на эндокринную систему амфибий ведет к увеличению доли интерсексуаль-

ных особей с ростом урбанизации (Skelly et al., 2010). Для Палеарктики известны две находки гермафродитных особей на территории Украины *R. kl. esculenta* (Реминный, 2005) и одна (*P. ridibundus*) из городской агломерации Екатеринбурга (Байтимилова Е. А., перс. сообщ.). Появление таких животных в популяциях отражает наличие глубоких негативных процессов в экосистеме.

P. ridibundus имеет самую высокую выживаемость в период метаморфоза, в сравнении с нативными видами батрахофауны в популяциях зоны многоэтажной застройки городских агломераций Среднего Урала: максимальная выживаемость к 53-й стадии (в процентах от отложенной икры) у озерной лягушки составляет 57,9%, что намного выше, чем у остромордой *R. arvalis* – 4,5% и травяной *R. temporaria* – 2,5% (Вершинин, 2005).

Косвенно адаптивному успеху вида-вселенца в антропогенных ландшафтах способствуют особенности системы гомеостаза. Межвидовые отличия в эритропоэзе (Вершинин, 2009), особенностях самого гемоглобина (у водных амфибий сродство к кислороду значительно выше) (Проссер, 1977) и динамики его концентраций в период метаморфоза, дают личинкам и зимующим особям *P. ridibundus* преимущество в условиях эвтрофных городских водоемов с большим количеством органических соединений и тепловым загрязнением. Высокие концентрации гемоглобина в крови, растущие в ряду *P. ridibundus* – *R. arvalis* – *R. temporaria*, не дают преимуществ нативным видам на селитебных территориях и могут сыграть негативную роль в условиях водной зимовки (Вершинин и Вершинина, 2013).

Изучение физиологической стороны полиморфизма уральских представителей семейства Ranidae показало, что наличие генетического варианта *striata*, фенотипически проявляющееся в виде наличия дорсомедиальной полосы, обеспечивает носителям данного аллеля преимущество в водоемах с геохимическими аномалиями (вследствие низкой эффективности калий-натриевого насоса) (Вершинин и Терешин, 1999; Вершинин и Вершинина, 2013). Нарушение натриевой проницаемости кожи обеспечивает низкий уровень биоаккумуляции таких элементов, как ⁹⁰Sr, Mn, Cr и др. Отсутствие морфы *striata* у травяной лягушки является одной из причин снижения её численности на антропогенно измененных территориях (Вершинин, 2005, 2009).

Анализ динамики распространения амфибий и изменения структуры фауны земноводных на городской территории показывает, что экологические ниши, освобождающиеся в результате исчезновения *R. temporaria* и других аборигенных земноводных, занимает *P. ridibundus* (Вершинин, 2005). Толерантность озерной лягушки к поллютантам и антропогенной трансформации среды (Мисюра, 1989), а также перечисленные выше биологические особенности позволяют сделать вывод о неконкурентном замещении автохтонных амфибий на селитебных территориях видом-вселенцем, осуществляющим экспансию в антропогенных ландшафтах Среднего Урала.

Одна из ключевых характеристик – специфика репродуктивной стратегии, реализующаяся в условиях антропогенной трансформации среды на Среднем Урале, обеспечивает преимущество в уровне воспроизводства популяций *P. ridibundus* перед аборигенными видами амфибий, давая возможность виду-вселенцу занимать освобождающиеся экологические ниши.

Автор глубоко признателен В.Л. Вершинину за помощь в интерпретации полученных данных и критические замечания при подготовке рукописи.

Список литературы

1. Аврамова О.С., Бобылев Ю.П., Булахов В.Д. Влияние различных биохимических показателей организма на репродуктивные особенности амфибий // Вопросы герпетологии, 1977. С. 4–5.
2. Бобылев Ю.П. Особенности формирования герпетофауны в техногенных ландшафтах центрального степного Приднепровья // Вопросы герпетологии, 1989. С. 32–33.

3. Вершинин В.Л. О распространении озерной лягушки в городе Свердловске // Экология, 1990. № 2. С. 67–71.
4. Вершинин В.Л. Видовой комплекс амфибий в экосистемах крупного промышленного города // Экология, 1995а. № 4. С. 299–306.
5. Вершинин В.Л. Плодовитость остромордой лягушки в зависимости от степени антропогенного воздействия // Устойчивое развитие: загрязнение окружающей среды и экологическая безопасность, 1995б. Т. 2. С. 50–54.
6. Вершинин В.Л. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий. Автореф. докт. ...биол. наук. Екатеринбург, 1997. 47 с.
7. Вершинин В.Л. О причинах сокращения численности и распространения травяной лягушки – *Rana temporaria* L. в антропогенных ландшафтах // Биоразнообразии и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Материалы III международного науч. конф. Днепропетровск: ДНУ, 2005. С. 356–358.
8. Вершинин В.Л. Адаптивные и микроэволюционные процессы в популяциях амфибий урбанизированных территорий // Праці Українського Герпетологічного Товариства. Київ, 2009. № 2. С. 7–20.
9. Вершинин В.Л., Терешин С.Ю. Физиологические показатели амфибий в экосистемах урбанизированных территорий // Экология, 1999. № 4. С. 283–287.
10. Вершинин В.Л., Ильина О.В. Взаимоотношения озерной лягушки (*Rana ridibunda*) с автохтонными видами *R. arvalis* и *R. temporaria* на территории городской агломерации / Биоразнообразии и роль зооценозов в естественных и антропогенных экосистемах, 2003. С. 193–194.
11. Вершинин В.Л., Большаков В.Н. Амфибии и рептилии Среднего Урала: справочник-определитель. Екатеринбург, 2007. 128 с.
12. Вершинин В.Л., Вершинина С.Д. Сравнительный анализ содержания гемоглобина у четырех видов бесхвостых амфибий Уральской горной страны // Доклады РАН, 2013. Т. 450. № 4. С. 488–491.
13. Иванова Н.Л., Жигальский О.А. Новый вид амфибий в водоемах Среднего Урала // Успехи современного естествознания, 2011. № 5. С. 12–15.
14. Ищенко В.Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М., 1978. 147 с.
15. Косарева Н.А., Васюков И.Л. Изменения в состоянии половой системы озерных лягушек как следствие антропогенного воздействия на среду их обитания // Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы, 1976. С. 84–93.
16. Кошелев Б.В. Особенности адаптивных преобразований популяций, кинетика рыбных сообществ и изменение индивидуального развития особей в разных условиях обитания // Экология популяций, 1988. С. 159–161.
17. Мисюра А.Н. Экология фонового вида амфибий центрального степного Приднепровья в условиях промышленного загрязнения водоемов. Автореф. канд. ...биол. наук. Москва, 1989. 16 с.
18. Проссер Л. Сравнительная физиология животных. Том 2. М., 1977. 576 с.
19. Реминный В.Ю. Аномалии развития гонад у самцов зеленых лягушек *Rana esculenta* complex (Amphibia, Ranidae) с территории Украины // Вестник зоологии, 2005. № 39(4). С. 59–65.
20. Тарасенко С.Н., Тарасенко С.В. Сравнительная характеристика показателей крови бесхвостых амфибий различных по степени антропогенной освоенности экосистем // Вид и его продуктивность в ареале. Вильнюс, 1988. С. 137–138.
21. Терентьев В.П., Чернов С.А. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М., 1949. 350 с.
22. Терентьев В.П. Лягушка. М., 1950. 346 с.

23. *Топоркова Л.Я.* Новый элемент в герпетофауне горно-таежной зоны Среднего Урала // Фауна и экология животных УАССР и прилежащих районов, 1978. вып. 2. С. 63–65.
24. *Фоминых А.С., Ляков С.М.* Формирование новых особенностей жизненного озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в условиях подогреваемого водоема // Общая биология, 2011. Т. 72. № 6. С. 403–421.
25. *Черданцев В.Г., Ляков С.М., Черданцева Е.М.* Механизмы формирования плодовитости у остромордой лягушки *Rana arvalis* // Зоологический журнал, 1997. Т. 76. № 2. С. 187–198.
26. *Щупак, Е.Л.* Экологическое значение зимовок личинок озерной лягушки в Колхиде // Экология, 1990. № 1. С. 80–82.
27. *Pramoda S., Saidapur S.K.* Effect of cadmium chloride on the ovary of the frog *Rana tigrina* // Curr. Sci. (India), 1986. V. 55. № 4. P. 206–208.
28. *Saidapur S.K., Prasadmurthy Y. S.* Effects of feeding and starvation on follicular development (ovarian cycle) in the frog *Rana cyanophlyctis* (Schn.) // Indian J. Exp. Biol., 1988. V. 26. № 7. P. 520–524.
29. *Skelly D.K., Bolden S.R. and Dion K.B.* Intersex Frogs Concentrated in Suburban and Urban Landscapes // Ecohealth, 2010. V. 7. № 3. P. 374–379.

**НЕКОТОРЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ВОСТОЧНОЙ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ (*PELIAS RENARDI*) ИЗ ОКРЕСТНОСТЕЙ
МУЗЕЯ-ЗАПОВЕДНИКА «ДИВНОГОРЬЕ»**

Е.Н. Фролова, А.С. Климов
Воронежский государственный университет, Воронеж, Россия
katerina199128@mail.ru

**SOME MORPHOLOGICAL CHARACTERS
OF THE STEPPE VIPER (*PELIAS RENARDI*)
VICINITY OF MUSEUM-RESERVE «DIVNOGORIYE»**

E.N. Frolova, A.S. Klimov
Voronezh State University, Voronezh, Russia

Еще несколько десятилетий назад, примерно до середины XX в., восточная степная гадюка *Pelias renardi* Christoph, 1861 была широко распространена от Центральной и Восточной Европы до Средней Азии (Банников и др., 1977). В настоящее же время на подавляющей части ареала в России этот вид находится в угрожающем состоянии. Он включен в Красные книги Липецкой, Курской, Воронежской, Белгородской областей, Карачаево-Черкесии, Башкирии, Алтайского края. Исчезает эта змея и во многих других областях. В Приложении к Красной книге Российской Федерации степная гадюка внесена как вид, состояние которого требует особого внимания. По Воронежской области проходит северная граница ареала вида (Барабаш-Никифоров, 1958; Климов, 1996; Власов и Власова, 2001; Репитунов и Масалькин, 2011). В связи со всем вышесказанным, изучение биологии степной гадюки – это очень актуальная проблема, требующая к себе внимания.

Исследования проводились в апреле с 18 по 22 в 2012 г. и с 12 по 15 в 2013 г. на территории Природного историко-археологического музея-заповедника «Дивногорье», расположенного на правом берегу реки Дон в Лискинском районе Воронежской области. Наиболее обычным элементом ландшафта данной местности являются разнотравно-злаковые степные участки.

Учет и отлов змей проводили на территории площадью 6 га: от урочища Большие Дивы, включающей Маяцкое городище, и до Мелового карьера. Здесь были заложены 3 маршрута, которые проходились «змейкой» с интервалом 1,5 м. Все встреченные особи отлавливались и метились путем вырезания части двух подхвостовых щитков. Сбор материала проводился ежедневно с 10 до 15 часов. Всего было встречено 30 гадюк, из которых отловлено 28.

У отловленных животных измеряли: длину туловища (L.), длину хвоста (L.cd.), длину головы (L. sm.), максимальную ширину головы (L. at. sm.), ширину головы на уровне глаз (L. at. m.), длину пилеуса (L. pil.), длину морды (L. m.) (Даревский и др., 1989). Также подсчитывали количество верхне- и нижнегубных щитков, брюшных и подхвостовых щитков. Измерения проводились при помощи линейки и штангенциркуля.

Всех отловленных змей после проведения исследований выпускали в места поймки предварительно пометив путем вырезания части брюшного щитка.

Всего было отловлено 28 особей, из которых 17 оказались самцами (61%), а 11 (39%) – самками. Среди них половозрелыми были только 15 самцов и 9 самок. Соответственно, половозрелые особи в исследованной выборке составили 86%. К половозрелым нами были отнесены змеи с длиной тела 290 мм и более (Дунаев и Орлова, 2012).

Средняя длина тела половозрелых самцов составила $425,8 \pm 17,2$ мм, а самок – $455,8 \pm 19,9$ мм. Эти значения больше, чем у гадюк, отловленных на севере Нижнего Поволжья и в Волгоградской области (Табачишина и др., 2003; Гордеев и др., 2012). При

этом максимальная длина тела как самок, так и самцов гадюк из Поволжья больше (Дунаев и Орлова, 2012). Средняя длина хвоста у самцов была равна $54,6 \pm 3,3$ мм, у самок – $42,8 \pm 1,9$ мм. Эти значения несколько меньше, чем у гадюк с севера Нижнего Поволжья (Табачишина и др., 2003). При этом наблюдались достоверные отличия в длине хвоста между самцами и самками: у самцов хвост был длиннее (Табл. 1). Отношение длины хвоста к длине тела ($L. cd. / L.$) у самцов было равно $0,13 \pm 0,004$, а у самок – $0,09 \pm 0,02$. Сходные данные были получены и у гадюк, пойманных в Поволжье (Табачишина и др., 2003).

Величина отношения длины головы к длине тела ($L. cm. / L.$) у самцов и самок была одинаковой (0,05). У 27 особей (96%) вокруг середины туловища было максимальное число чешуй – 21, и только у 1 гадюки – 19. Колебание количества чешуй от 19 до 21 является весьма распространенным для степных гадюк (Бакиев и др., 2008).

Из количественных сочетаний верхнегубных щитков правой и левой сторон головы у самок самыми распространенными оказалось сочетание из 9 слева – 10 справа. Оно встретилось в 46% случаев. На втором месте по распространенности оказалась комбинация из 10 щитков слева и 10 справа. Она была отмечена в 18% случаев. Такие сочетания левых и правых щитков как 10/9, 9/9, 10/11 и 9/11 оказались наиболее редкими. Каждое из них встретилось в 9% случаев.

Таблица 1

**Морфологические показатели восточных степных гадюк
с территории музея-заповедника «Дивногорье» (Воронежская область)**

Показатели, мм	Самцы (n=17)			Самки (n=11)			Т
	M±m	Min – Max	δ	M±m	Min –Max	δ	
L.	425,8±17,2	385,0 – 539,0	12,1	455,8±19,9	410,0 – 530,0	9,8	0,03
L. cd.	54,6±3,3	40,0 – 69,0	18,1	42,8±1,9	39,0 – 50,0	10,1	4,36
L. cm.	18,7±0,5	16,5 – 21,8	8,5	19,7±0,3	18,8 – 20,4	3,5	0,34
L. at. cm.	11,1±0,2	10,1 – 12,1	4,9	12,1±0,4	10,8 – 12,9	7,4	0,31
L. at. m.	8,1±0,2	7,2 – 8,9	7,5	8,2±0,3	7,7 – 9,2	6,9	0,89
L. pil.	13,4±0,5	10,6 – 15,5	10,6	13,7±0,3	13,4 – 14,8	4,5	0,69
L. m.	5,9±0,4	4,5 – 7,2	17,9	6,1±0,1	5,7 – 6,5	4,8	0,73

Примечание: L. – длина тела, L.cd. – длина хвоста, L. cm. – длина головы, L. at.cm. – максимальная ширина головы, L. at. m. – ширина головы на уровне глаз, L. pil. – длина пилеуса, L. m. – длина морды.

У самцов сочетание верхнегубных щитков 9/9 оказалось самым распространенным, оно встретилось в 32% случаев. Несколько менее распространенными оказались сочетания щитков 10/9 (26%) и 9/10 (21%). Еще менее распространена комбинация из 10 щитков слева и 10 справа. Она наблюдалась в 11% случаев. Наименее распространенными оказались комбинации 10/11 и 8/9, каждая из них встретилась в 5% случаев.

При анализе количественных соотношений нижнегубных щитков левой и правой стороны у самок самой распространенной оказалась композиция 10/10. Она встретилась в 36% случаев. Менее распространенными были композиция из 8/9 и 10/9 щитков, они составляли по 18% выборки. Еще менее распространенными были сочетания щитков 9/10, 11/9 и 9/9. Каждое из них встречалось в 9% случаев.

У самцов среди нижнегубных щитков самым распространенным сочетанием было 9/9, оно встретилось в 32% случаев. Следующим по распространенности является композиция левых и правых щитков 10/9 – встретилась в 21% случаев. Несколько менее распространенным оказалось сочетание 9/10 – 16% случаев. И наименее распространенными сочетаниями были 8/8, 9/11, 8/9, 8/10, 11/10. Каждая из этих композиций встретилась в 5% случаев.

Среднее значение количества брюшных щитков у самок составило $144,1 \pm 0,9$, а у самцов – $141,5 \pm 0,97$. У самок максимальное число брюшных щитков составило 149, а минимальное – 141. У самцов максимальное число щитков достигало 147, а минимальное составило 134. Достоверных различий между самцами и самками по количеству щитков обнаружено не было.

При изучении подхвостовых щитков были получены следующие значения: у самок среднее значение составило $24,7 \pm 0,67$ щитков, у самцов – $33,0 \pm 0,65$ щитка. Максимальное количество подхвостовых щитков у самок равно 27, минимальное – 22. У самцов максимальное количество щитков составило 36, минимальное – 27. Были обнаружены достоверные отличия в количестве щитков между самцами и самками. При уровне значимости 0,001 количество подхвостовых щитков у самцов больше, чем у самок.

Таким образом, среди 28 отловленных змей самцы составляли 61%, а самки – 39%

Средняя длина тела половозрелых самцов составила $425,8 \pm 17,2$ мм, а самок – $455,8 \pm 19,9$ мм. Количество чешуй вокруг середины туловища у обследованных особей изменялось в пределах от 19 до 21. 96% имели Sq. 21. Среди количественных сочетаний верхнегубных щитков левой и правой стороны головы самым распространенным сочетанием у самцов оказалось 9/9, оно встретилось в 32% случаев, у самок – 9/10 – встретилось в 46% случаев.

Среди нижнегубных щитков у самцов чаще всего отмечалась комбинация 9/9, встречающаяся в 32% случаев, у самок наиболее распространено сочетание 10/10 – 36% случаев. Среднее количество брюшных щитков у самок составило $144,1 \pm 0,9$, у самцов – $141,5 \pm 0,97$. Среднее количество подхвостовых щитков у самок равно $24,7 \pm 0,67$, а у самцов – $33,0 \pm 0,65$.

Список литературы

1. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 414 с.
2. Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Павлов А.В., Шуришина И.В., Маленев А.Л. Восточная степная гадюка *Vipera renardi* (Reptilia, Viperidae) в волжском бассейне: материалы по экологии, биологии и токсикологии // Самарская лука, 2008. Т. 17, № 4(26). С. 817–845.
3. Барабаш-Никифоров И.И. Особенности границ ареалов некоторых видов позвоночных животных на территории Среднего Подонья // Проблемы зоогеографии суши. Материалы совещания, состоявшегося во Львове 1–9 июня 1957 года. Львов: Изд-во Львовск. ун-та, 1958. С. 9–13.
4. Власов А.А., Власова О.П. Биология и распространение степной гадюки на северной границе ареала в Центрально-Черноземном регионе // Зоологические исследования в заповедниках Центрального Черноземья: Тр. Ассоциации ООПТ Центрального Черноземья России. Тула, 2001. Вып.2. С. 115–121.
5. Гордеев А.Д., Прилипко Н.И., Колякина Н.Н., Жакупова Г.А. Эколого-морфологическая характеристика популяции восточной степной гадюки (*Vipera (Peliias) renardi*, (Christoph, 1861)) Волгоградской области // Вопросы герпетологии: материалы пятого съезда герпетологического общества им. А. М. Никольского, 2012. С. 64–67.
6. Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся / И.С. Даревский, Н.Н. Щербак, К.А. Татаринев и др. (ред.), Киев: Академия наук СССР, 1989. 173 с.
7. Дунаев Е.А. Земноводные и пресмыкающиеся России. Алас-определитель. М.: Фитон+, 2012. 320 с.
8. Климов А.С. Класс пресмыкающиеся Reptilia // Природные ресурсы Воронежской обл. Позвоночные Животные. Кадастр / Воронеж: Биомик, 1996. С. 46–47.
9. Репитунов С.В., Масалькин А.И. Степная гадюка *Vipera ursini* (Bonaparte, 1835) // Красная книга Воронежской области / в: Красная книга Воронежской области, Воронеж: МОДЭК, 2011. Т. 2. Животные. С. 265–266.
10. Табачишина И.Е., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. Динамика роста степной гадюки (*Vipera renardi*) и гадюки Никольского (*V. nikolskii*) на севере Нижнего Поволжья // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія, 2003. Вип. 11, т. 1. С. 218–222.

ЛАНДШАФТНО-ТЕРРИТОРИАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЯЩЕРИЦ ЮГО-ВОСТОЧНЫХ КЫЗЫЛКУМОВ

М.А. Чирикова¹, Ю.А. Зима²

Институт зоологии МОН РК, Алматы, Казахстан

¹m.chirikova@mail.ru, ²zimay@mail.ru

LANDSCAPE AND TERRITORIAL DISTRIBUTION OF LIZARDS IN SOUTHEASTERN KYZYLKUM

M.A. Chirikova, Yu.A. Zima

Institute of Zoology MES RK, Almaty, Kazakhstan

Герпетологические работы в казахстанской части Кызылкумов начались с конца позапрошлого столетия (Никольский, 1899, 1905; Захидов, 1938) и были активно продолжены в середине XX в. в Северных (Варшавский, 1965, Кривошеев, 1958) и Южных Кызылкумах (Параскив, 1956). Юго-Восточные Кызылкумы были охвачены специальными исследованиями лишь в 1987–1989 гг. Брушко и Кубыкиным (Брушко, 1995) и возобновлены нами в 2008 г. (Зима и Чирикова, 2010). Первые сведения о находках рептилий из узбекской части Кызылкумов опубликованы в работах Никольского (1899, 1905, 1915). Позже появились работы по экологии и зоогеографии пресмыкающихся из Южных (Захидов, 1938), Западных (Сыроечковский, 1958, 1960) и Центральных Кызылкумов (Андрушко, 1953). Находки и особенности биологии некоторых видов ящериц из узбекской части Кызылкумов приводились в работах Богданова (1960), Камаловой (1978), Абсоматова (1978), Щербака и Голубева (1986), Бондаренко (2012) и др. По сравнению с южными, западными и центральными районами Кызылкумов их юго-восточная часть остается еще слабо изученной. Новые данные по распространению, распределению и плотности населения ящериц, приведенные в нашей работе, могут в некоторой степени заполнить этот пробел.

Материалом для данной работы послужили собственные наблюдения авторов в Юго-Восточных Кызылкумах (Шардаринский, частично Отрарский и Арысский районы Южно-Казахстанской области). В 2008 г. (апреле), 2009 г. (июне), 2012 г. (мае и сентябре) общая протяженность маршрутов составила 680 км.

Дневные и ночные учеты осуществлялись методом пробных площадей, пеших и автомобильных маршрутов. Ширина учетной ленты при пеших маршрутах составляла 2–4 м. в зависимости от густоты покрова; автомобильных маршрутах (учеты серого вара) – 6 м. Все точки регистрировались спутниковым навигационным приёмником (GPS). Для составления карт использовались собственные, литературные, коллекционные (Институт зоологии Республики Казахстан, Зоологический музей МГУ, Зоологического института РАН, Зоологического музея ННПМ НАН Украины (Щербак и др., 1997)), опросные сведения. Если географические координаты отсутствовали, они восстанавливались с помощью программы SAS Planet. Построение карт проводилось в программе ArcMap. Из-за ограниченного объема статьи в качестве примера мы приводим карты находок одного из наиболее редких (*Eremias scripta*) и повсеместно встречающихся (*Trapelus sanguinolentus*) видов (Рис. 1).

На обследованной части Юго-Восточных Кызылкумов наиболее распространенным биотопом являлись полузакрепленные, грядово-бугристые пески с хорошо развитым травянистым покровом: песчаной осочкой (*Carex physodes*), реже черкезом (*Salsola richteri*) и астрагалами (*Astragalus* sp.); древесной или кустарниковой растительностью: саксаулом белым (*Halóxylon persicum*), разными видами джужгуна (*Calligonum* sp.), песчаной акацией (*Ammodendron*), чингилом (*Halimodendron halodendron*). Несколько иной тип биотопа представляли барханные пески у населенных пунктов, бывших стоянок чабанов и колод-

цев, которые являлись, по-видимому, результатом чрезмерного вытаптывания растительности скотом и использования саксаула на топливо. В качестве особого биотопа рассматривались крупные округлые барханы, высотой 5–20 м, в диаметре 2–5 км с крайне редкой кустарниковой растительностью. Редким биотопом оказались обширные такыры среди песков. Вдоль восточной кромки Юго-Восточных Кызылкумов биотопы представляли сушлинистая и глинистая пустыни с такыровидными участками, поросшими полыньями (*Artemisia* sp.) и другими эфемерами. Отдельным биотопом являлись массивы останцовых гор на востоке (горы Карактау) и западе (гора Торткудук) рассматриваемой территории. В пределах этих биотопов нами было отмечено 13 видов ящериц.

Сцинковый геккон (*Teratoscincus scincus*). Для казахстанской части Кызылкумов было известно 7 мест находок (Брушко, 1995). Нами геккон был встречен в окр. колодцев Таукудук, Кепели, а также 1–2 км, 26 км и 28 км западнее вдхр. Шардара. Распространение вида мозаичное, связано с участками голых песков. Отмечался на ровных участках полузакрепленных и развееванных песков, у заброшенных стоянок чабанов. Встречаемость составила 10–25 экз. на 1 км (Зима и Чирикова, 2010, данные учетов мая и сентября 2012 г.), что соответствует литературным данным (Голубев и Щербак, 1986). В Центральных и Южных Кызылкумах геккон также многочислен (Андрушко, 1953, Параскив, 1956).

Гребнепалый геккон (*Crossobamon evermanni*). Для казахстанской части Кызылкумов был известен только по трем находкам: 45 км юго-зап. свх Байркум (Брушко, 1995), в 30 и 40 км западнее этого совхоза (июнь 1987, колл. Института зоологии РК). Указанные ранее находки в Южных Кызылкумах (Параскив, 1956) в настоящее время относятся к территории Узбекистана. Нами вид найден в 7 км западнее пос. Майкум, западнее вдхр. Шардара (Зима и Чирикова, 2010). Распространение вида мозаичное. Геккон отмечался на открытых плоских участках полузакрепленных грядово-бугристых песков. За три года работы З.К. Брушко (1995) было встречено лишь 2 особи. Нами западнее вдхр. Шардара на 300 м² было подсчитано 10 особей. В Центральных Кызылкумах вид массовый (Андрушко, 1953) и фоновый – в Северных Кызылкумах (Кривошеев, 1958).

Серый геккон (*Mediodactylus russowii*) для Юго-Восточных Кызылкумов нами отмечен впервые у пос. Майкум (апрель 2008 г.), у грунтовой дороги под шифером. Ранее известны были единичные находки из дельты р. Сыр-Дарья – окр. пос. Сюткент (Щербак и др., 1997) и Северных Кызылкумов: 130 км юго-восточнее Кзыл-Орды, Акколка (Брушко, 1995), крепость Чирик-Рабат (Щербак и Голубев, 1986), без указания мест находок упоминался для Северных Кызылкумов Кривошеевым (1958).

Степная агама (*Trapelus sanguinolentus*) – наиболее распространенный вид. Распределение агама на рассмотренной территории довольно однородно (Рис. 1), так же как и плотность населения: на 1,5–2 км – 1–6 особей (2,22–10 экз./га), что соответствует приводимым ранее для этого региона значениям – 2,47–8,0 экз./га (Брушко, 1995). Агама встречалась в полузакрепленных, грядово-бугристых песках, сыпучих, барханных песках антропогенного происхождения, у основания и на склонах останцовых гор. Вид тяготеет к закрепленным пескам с наличием саксаула, джугуна, чингила и других кустарников. В местах без кустарников (например, в местах бывших пожарищ) агама не отмечалась.

Песчаная круглоголовка (*Phrynocephalus interscapularis*) встречалась практически на всех открытых участках песков: понижениях среди голых барханов, полузакрепленных вершин гряд, небольших котловинах выдува, открытых участках на склонах закрепленных барханов. Вид быстро осваивает новые территории, заселяя выбитые скотом и разбитые при строительстве дорог пески. Распространение по исследуемому региону относительно равномерное, однако плотность населения сильно варьировала как по районам, так и по годам. Наибольшая плотность регистрировалась нами западнее вдхр. Шардара 10 апреля 2008 г., где на участке 200 м² отмечено 9 особей (Зима и Чирикова, 2010). В мае 2012 г. в 20 км западнее гор Карактау плотность населения составила –

46 экз./га, в сентябре в западной части Юго-Восточных Кызылкумов – 28–45 экз./га, и лишь на одном участке (900м²) ее плотность составила 120 экз./га, при этом 80% составляли сеголетки. Ранее для Юго-Восточных Кызылкумов отмечалась численность 7,8–35 экз./га, (Брушко, 1995), для других районов данные сильно различались: от 0,1–6,7 экз./га (Кривошеев, 1958) до 20–164 экз./га (Семенов, 1977, Польшина, 1985).

Ушастая круглоголовка (*Ph. mystaceus*) была отмечена лишь единожды в сентябре 2012 г. на голом бархане в окр. кол. Божменбай. А.М. Андрушко (1953) за три года работы в Центральных Кызылкумах встретила всего 2 особи и предположила, что это связано с сильным колебанием численности вида. Однако для других участков Кызылкумов исследователи также указывали невысокие значения – 2,1–4,6 экз./га (Сыроечковский, 1958, 1960, Польшина, 1981). Брушко З.К. (1995) отмечала, что в Юго-Восточных Кызылкумах вид во многих местах отсутствует и отмечен только в р-не мечети Карасан, с. Жаугашты и кол. Дауранбек, где численность составляла 1,6–3,9 экз./га. В других пустынях Казахстана, например в ср. течении р. Или, она значительно выше – 25–117 экз./га (Брушко, 1995). Все это позволяет говорить о низкой численности ушастой круглоголовки в Кызылкумах.

Такырная круглоголовка (*Ph. helioscopus*) известна из Юго-Восточных Кызылкумов по 8 находкам (Брушко, 1995). Обследование такыров в глубине массива не принесло положительных результатов. На восточной окраине Кызылкумов в сентябре 2012 г. (10 км южнее кол. Жауткан), в глинистой пустыне с такыровидными участками, вид был отмечен дважды.

Полосатая ящурка (*Eremias scripta*) для Юго-Восточных Кызылкумов была известна из окр. Чардары (данные из картотеки Параскива), 150 км западнее с. Байркум и кол. Орынбай (Брушко, 1995). В Северных Кызылкумах ящурка не отмечалась (Кривошеев, 1958). Мы встречали ящурку дважды: в мае 2012 г. 2 особи найдены на выбитом скотом бархане в 25 км юго-западнее гор Карактау и в сентябре 2012 г. – 1 особь на голом бархане в окр. кол. Акдала (Рис. 1). Следует отметить, что вид был зарегистрирован нами только на голых барханах с редкими кустами селина (*Stipagrostis*). В одном случае ящурка найдена вместе с линейчатой ящуркой, в другом – с песчаной круглоголовкой и сетчатой ящуркой.

Линейчатая ящурка (*E. lineolata*) Ранее была известна по 8 находкам (Брушко, 1995). Нами подтверждено обитание вида в окр. г. Шардара (Параскив, 1956), а также ящурка найдена в 23 км, 26 км, 28 км и 90 км западнее Шардары, 40 км южнее пос. Коксарай, 7 км зап. пос. Маякум, 15 км северо-вост. кол. Дауренбек, 8 км юго-зап. кол. Бужур, 10 км вост. кол. Таукудук, окр. горы Торткудук Нурасы, 9 км зап. кол. Есенгедбды, 10 км юго-вост. кол. Жауткан, 23 км северо-вост. пос. Табакбулак, 22 км юго-вост. кол. Жаугашты, 26 км зап. кол. Колкудук и в окр. пос. Ташыкудук. Ящурка распределена в Юго-Восточных Кызылкумах равномерно по краю массива, в более глубоких песках ее распространение имеет мозаичный характер. Вид населял ровные слабо закрепленные участки грядово-бугристых песков, суглинки с песчаной осокой, саксаулом, редким жузгуном. Плотность населения линейчатой ящурки составила 3,3–14,28 экз./га, что несколько выше значений, полученных ранее (1,25–8,0 экз./га) (Брушко, 1995), и, вероятно, связано с высоким колебанием численности вида в разные годы (Брушко, 1995).

Сетчатая ящурка (*E. grammica*). Для казахстанской части Кызылкумов было известно 7 находок этого вида (Брушко, 1995). Нами вид обнаружен в окр. свх. Аркесай, восточнее пос. Шыбырлы, 30 км зап. гор Карактау, 10 км сев.-вост. кол. Алаты, 30 км зап. пос. Баспанды, 23 км северо-вост. пос. Табакбулак, а также в 2–3 км, 26 км и 50 км западнее вдхр. Шардара. Из окр. вдхр. Шардара вид указан в картотеке Параскива К.П. В колл. ИЗ РК имеется выборка собранная в 45 км юго-западнее пос. Байркум. Ящурка встречалась в открытых песках, выбитых скотом, и на голых барханах, придерживаясь основания крупных кустарников, расположенных на вершинах барханов. Встречает-

мость значительно варьировала в разных районах, достигая максимальных значений на юге региона. Западнее Шардаринского вдхр. зарегистрировано 10 особей на 200 м² (Зима и Чирикова, 2010.). В 20 км западнее гор Карактау в мае 2012 г. на 1 км отмечено лишь 2 особи (6,6 экз./га), в сентябре 2012 г. на 1,5 км – 2 особи (4,4 экз./га соотв). Ранее для Юго-Восточных Кызылкумов указывалась численность 0,5–7,1 экз./га (Брушко, 1995). В других районах встречаемость и плотность населения составляла 0,1–34 экз. на 1 км (Кривошеев, 1958), 2,5–18,7 экз./га (Сыроечковский, 1953, 1960) и по 60–65 экз. на 100 м маршрута (Параскив, 1956).

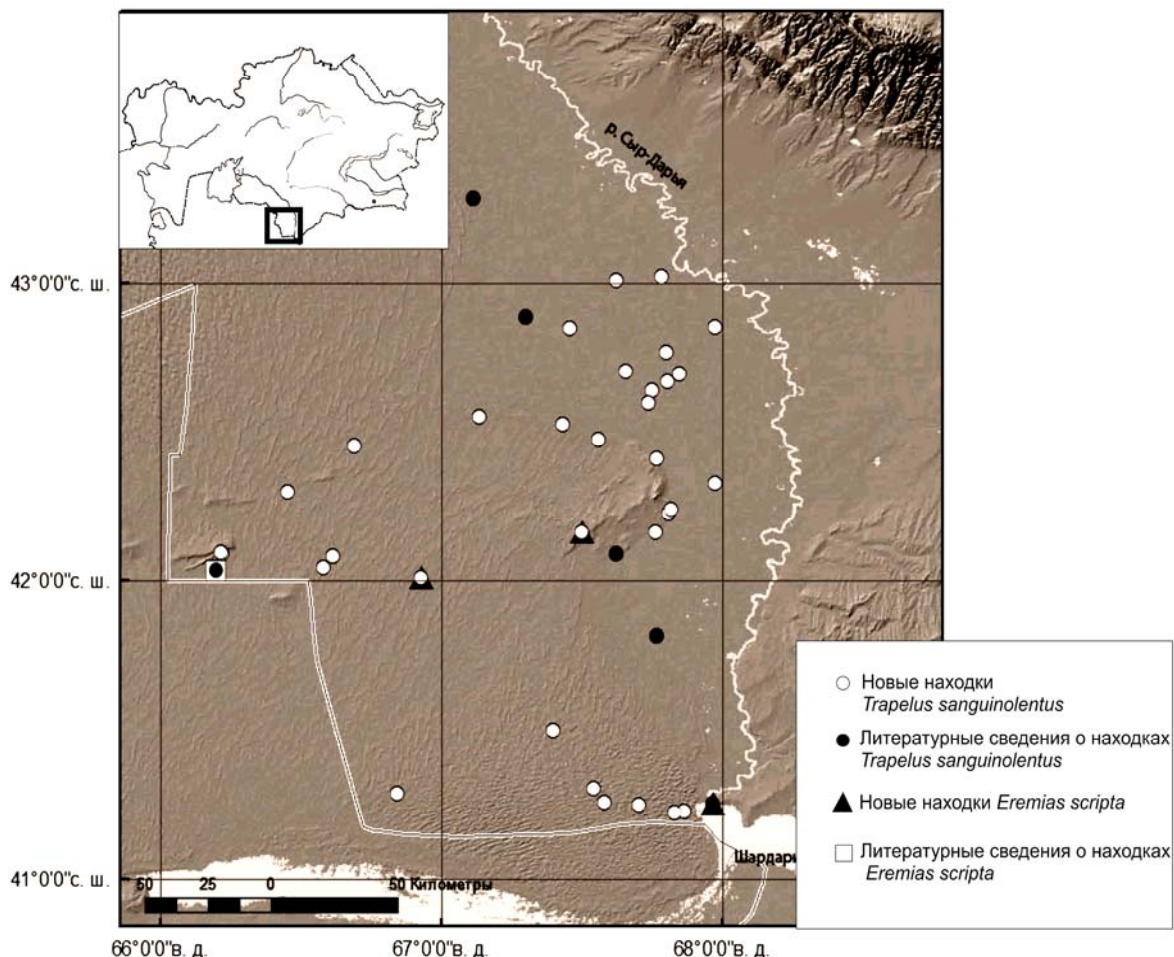


Рис. 1. Места находок степной агамы и полосатой ящурки в Юго-Восточных Кызылумах

Быстрая ящурка (*E. velox*) из Юго-Восточных Кызылкумов была известна по 5 находкам (Брушко, 1995). Вид найден нами в 40 км южнее пос. Коксарай, 7 км зап. пос. Маякум, у юго-зап. оконечности гор Карактау, 20 км сев-зап. пос. Табакбулак, 10 км сев.-вост. кол. Жауткан, 4 км юго-вост. горы Карамола, 15 км зап.-юго-зап., 26 км западнее и 52 км северо-западнее вдхр. Шардара, а также ящурку отлавливали в 65 км юго-зап. пос. Байраш (06.06.1995 г., колл. ЗМ МГУ). В глубине Юго-Восточных Кызылкумов единичные особи наблюдались у основания барханов и супесчаных участков. На восточной окраине Кызылкумов (окрестности гор Карактау), в суглинистой пустыне, встречаемость была значительно выше, составляя 12 особей на 300 м.

Средняя ящурка (*E. intermedia*) в Юго-Восточных Кызылумах крайне редка. Для казахстанской части Кызылкумов известно 9 находок (Брушко, 1995). Мы ее наблюдали дважды: 4–5 сентября 2013 г. в окр. кол. Алаты и в прилежащей к горе Торткудук суглинистой, местами щебнистой равнине. Здесь же ее находили и в 80-е годы (Брушко, 1995). В настоящее время это единственное место обитания, известное в глубине казахстанской части Кызылкумов.

Пустынный гологлаз (*Ablepharus deserti*) найден нами на самой восточной окраине песков в окр. пос. Майкум. Заход гологлаза сюда произошел по антропогенным ландшафтам с дельты р. Сыр-Дарья, откуда он был известен ранее (окр. с. Байркум и Сюткент (Брушко, 1995)) и где был найден также нами (окр. с. Байркум, окр. пос. Коксу). Основным биотопом в данном районе для гологлаза являются глинистые пустыни, заброшенные поля. В дельте р. Сыр-Дарья живет в туранговых зарослях.

Серый варан (*Varanus griseus*). В настоящее время наша база данных содержит сведения о более чем 60 находках варана в Юго-Восточном Кызылкуме. В связи с ограниченным объемом статьи мы не перечисляем их. В целом варан широко распространен в регионе. Он встречался в разных биотопах: в закрепленных грядово-бугристых песках, на открытых участках барханов и в останцовых горах. Судя по отмеченным следам, посещал стоянки чабанов, выходит на грунтовые дороги. Среднее значение встречаемости по автомобильным учетам за 2009 и 2012 годы составило 0,05 экз. на 1 км (0,08 экз./га). Более высокие значения зарегистрированы на самом юге казахстанской части Кызылкумов – 0,05–0,09 экз./км (0,08–0,15 экз./га) (Чирикова и др., 2012). Однако и здесь они ниже, чем приводимые результаты учетов 80-х годов – 0,1–0,33 экз./га и до 15 экз./га (Брушко, 1995).

Из 16 известных для региона видов нами не были встречены пискливый геккончик, разноцветная ящурка и туркестанский геккон (Брушко, 1995, Дуйсебаева, 2010). Разноцветная ящурка известна из Южных Кызылкумов (Параскив, 1956) и 45 км юго-зап. с. Байркум (Брушко, 1995), туркестанский геккон – в 23 км юго-восточнее и 25 км южнее вдхр. Шардара (Дуйсебаева и др., 2010), пискливый геккончик – из окр. кол. Тюлюберген (Брушко, 1995). Интересно отметить, что в северо-западной части Кызылкумов последний вид распространен довольно широко (Щербак и Голубев, 1986).

Новые находки сцинкового геккона, степной агамы, быстрой, линейчатой, сетчатой ящурок, серого варана позволили более полно представить картину их распространения в Юго-Восточных Кызылкумах. Встречи пустынного гологлаза и серого геккона, впервые зарегистрированные нами для региона, связаны с антропогенными ландшафтами, и вполне ожидаемы их находки в других антропогенных биотопах по восточной кромке массива.

Наиболее широко распространенными и массовыми видами Юго-Восточных Кызылкумов оказались степная агама и песчаная круглоголовка. К широко распространенным, но имеющим мозаичное распределение видам, отнесены нами гребнепалый и сцинковый гекконы и линейчатая ящурка. Неравномерно распределена быстрая ящурка, поскольку вид, являясь склеробионтом в Кызылкумах (Андрушко, 1953, Кривошеев, 1958, наши данные), не имеет достаточно подходящих мест обитаний в глубине массива. К редким видам мы отнесли полосатую и среднюю ящурок, ушастую круглоголовку, пискливого геккончика, серого, туркестанского геккона, пустынного гологлаза. Редкость полосатой ящурки и ушастой круглоголовки – типичных псаммофилов связана с редкостью и отдаленностью друг от друга подходящих для этих видов стадий.

Авторы выражают искреннюю благодарность Брушко З.К. и Дуйсебаевой Т.Н. за ценные замечания по рукописи, Коваленко А.В., Левину А.С., Пестову М. за помощь в осуществлении поездок и сборе материала. Экспедиционные выезды 2012 г. стали возможны при поддержке фонда Rufford Small Grants.

Список литературы

1. Абсаматов Р. Некоторые сравнительные данные по экологии круглоголовок в Юго-Западном Кызылкуме / Экология беспозвоночных и позвоночных животных Узбекистана. Ташкент: Фан. 1978. С. 151–156.
2. Андрушко А.М. Эколого-фаунистический очерк пресмыкающихся пустыни Кызыл-Кум // Вест. ЛГУ, 1953. № 7. С. 99–106.

3. Богданов О.П. Фауна Узбекской ССР. Т.1. Земноводные и пресмыкающиеся. Ташкент: Изд. АН Узб. ССР, 1960. 260 с.
4. Бондаренко Д.А. Пространственное распределение, районирование ареала и плотность населения сетчатой круглоголовки *Phrynocephalus reticulatus reticulatus* (Eichwald, 1831) в междуречье Амударьи – Сырдарьи / Наземные позвоночные аридных экосистем. Материалы международной конференции, посвященной памяти Н.А. Зарудного, г. Ташкент-Узбекистан, 2012. С. 81–93
5. Брушко З.К. Ящерицы пустынь Казахстана. Алматы: Конжык, 1995. 232 с.
6. Варшавский С.Н. Ландшафты и фаунистические комплексы наземных позвоночных в связи с их значением в природной очаговости чумы. Автореф. дисс.... докт. бил. наук. Саратов, 1965. 76 с.
7. Захидов Т.З. Биология рептилий южных Кызыл–Кумов и хребта Нура–Тау // Тр. Среднеазиат. гос. ун–та. Сер. VIII–а, Зоология, 1938. Вып. 54. С. 1–52.
8. Зима Ю.А., Чурикова М.А. К фауне пресмыкающихся Юго-Восточных Кызыл-кумов // Selevinia, Алматы, 2010. С. 96–98.
9. Камалова З.Я. Об экологии песчаной круглоголовки (*Phrynocephalus interscapularis* L.) в Юго-Западных Кызылкумах // Узбекский биол. журнал, 1978. № 2. С.52–54.
10. Кривошеев В.Г. Материалы по эколого–географической характеристике фауны наземных позвоночных Северных Кызылкумов // Ученые записки Москов. гос. пед. ин–та. 1958. Т. 124. С. 167–273.
11. Никольский А.М. Пресмыкающиеся и земноводные Российской Империи (Herpetologica Rossica) // Зап. Имп. Акад. наук по физ.-мат. отделению. 8–я сер., 1905. Т. 17. Вып. 1. С. 1–518.
12. Никольский А.М. Фауна России и сопредельных стран. Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. I. Chelonia и Sauria. Петроград: Типография императорской академии наук, 1915. 532 с.
13. Никольский А.М. Пресмыкающиеся и амфибии Туркестанско генерал–губернаторства (Herpetologia Turanica). «Путешествие в Туркестан А. П. Федченко». Вып. 23. Т. 2. Зоогеографические исследования. Ч. 7. М., 1899. (Изв. Общ-ва любит. естеств., антропол. и этнограф.) Т. 94. С. 1–79.
14. Параскив К.П. Пресмыкающиеся Казахстана. Алма–Ата: изд–во АН КазССР, 1956. 228 с.
15. Польшова Г.В. Территориальная структура внутривидовых группировок песчаной круглоголовки (*Phrynocephalus interscapularis*) // Вопросы герпетологии. Л., 1985. С. 169–170.
16. Польшова Г.В. Территориальные отношения у сетчатой ящурки (*Eremias grammica*) в условиях естественной популяции // Вопросы герпетологии. Л., 1981. С. 111.
17. Семенов Д.В. Индивидуальные участки некоторых видов пустынных ящериц / Вопросы герпетологии. Л., 1977. С. 191–192.
18. Сыроечковский Е.Е. Эколого–географический очерк фауны рептилий западной части пустыни Кызыл–Кум // Зоологический журнал, 1958. Т. 37. Вып. 2. С. 240–250.
19. Сыроечковский Е.Е. Биологические группы животных пустыни, закономерности их размещения и биогеографическое картирование // Вопросы географии, 1960. Вып. 48. С. 103–120.
20. Щербак Н.Н., Голубев М.Л. Гекконы фауны СССР и сопредельных стран. Киев: Наукова думка, 1986. 232 с.
21. Щербак Н.Н., Токарь А.А., Кириленко И.В. Гекконовые ящерицы (Reptilia: Sauria, Gekkonidae), Киев, 1997. 45 с.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СИНАНТРОПНЫХ ГЕККОНОВ В ГОРОДСКОЙ СРЕДЕ КРУПНЫХ ГОРОДОВ НА ТЕРРИТОРИИ ЛАОСА И КАМБОДЖИ

А.С. Чулисов, Е.Л. Константинов

*Калужский государственный университет им. К.Э. Циолковского, Калуга, Россия
gehyra@mail.ru*

DISTRIBUTION THE SYNANTHROPIC OF GECKOES IN THE URBAN ENVIRONMENT OF THE LARGE CITIES IN THE TERRITORY OF LAOS AND CAMBODIA

A.S. Chulisov, E.L. Konstantinov

Institute of natural sciences, Kaluga state University by K.I. Tsiolkovskii, Kaluga, Russia

Несмотря на повсеместное распространение гекконов в городах Юго-Восточной Азии, в литературных источниках нет полноценных данных по экологии гекконов с учетом дифференциаций городской среды, структуры сообществ, которые часто состоят из совместно обитающих представителей разных видов и родов.

Для животных любых видов городская среда обитания – особая, эволюционно новая среда. Планомерный рост города стимулирует строительство дорог, видоизменение застройки пригородных зон, расширение границ города за счет поглощения ближайших населенных пунктов, сельскохозяйственных угодий, лесных массивов. В городе создаются специфические (как позитивные, так и негативные) условия обитания животных (Благосклонов, 1980). Такие факторы, как широкое распространение, синантропность, совместное обитание представителей разных родов на общей территории позволяют использовать синантропные виды гекконов, объединяемых в литературе под термином «домовые гекконы», в качестве модельных для изучения экологических и микроэволюционных особенностей в динамично меняющейся в пространстве и во времени городской среде.

Одним из популярных современных подходов оценки популяционного разнообразия является оценка уровня флуктуирующей асимметрии, которая позволяет определить не только гетерогенность популяций из разных участков города, но и стабильность развития особей (Захаров, 1987). В большинстве работ этот подход используется для индикации неблагоприятных воздействий антропогенного характера на живой организм. В значительно меньшей степени внимание исследователей в настоящее время уделяется изучению данным методом воздействия естественных биотических факторов.

Цель данной работы – изучить особенности распределения некоторых видов синантропных гекконов в городах Юго-Восточной Азии на примере г. Вьентьян и г. Пномпень.

Материалом послужили сборы, сделанные на территории Лаоса и Камбоджи в ноябре–декабре 2011, 2012 и мае 2013 гг. Сбор производился в вечернее время, с 19 до 22 часов, ручным способом, не более 3 особей у одного источника освещения, с высоты до 3 м, с использованием герпетологического крючка. Отлов *Gekko gecko* не производился, только учитывалось количество встреченных особей. Всего было произведено 7 выборок: г. Вьентьян (4) и г. Пномпень (3). Учет производился на окраине города (малоэтажная застройка) и условно «центре» города (многоэтажная застройка); в каждом случае отдельно учитывался видовой состав на стенах зданий и стволах деревьев (в нижней части до высоты 3 м). Всего учтено 570 экз. При определении видового состава были использованы определители и статьи отечественных и зарубежных авторов (Бобров и Семенов, 2008; Zug et al., 2007; McMahan and Zug, 2007; Manthey and Grossmann, 1997; Ngo and Ziegler, 2009.). Названия видов в статье приведены по www.randeptide-database.org. (1 Apr 2013).

Оценка видового разнообразия производилась с использованием индекса Шенона – Уивера (H) (Клауснитцер, 1990). Оценка гомеостаза развития производилась по уровню флуктуирующей асимметрии (частота асимметричных признаков) 24 билатерально симметричных признаков фолидоза (Захаров, 1987).

Видовой состав. В ходе учетов было зарегистрировано 7 видов *Gekkonidae*, относящихся к 4 родам: *Hemidactylus*, *Gehyra*, *Gekko* и *Dixonius*. Все виды типичны для городских условий, хотя встречаемость в разных городских биотопах некоторых родов существенно меняется: *Hemidactylus platyurus* Schneider, 1792; *H. frenatus* Schlegel, 1836; *H. garnotii* Duméril & Bibron, 1836; *H. bowringii* (Gray, 1845); *Gehyra mutilata* (Wiegmann, 1834); *Gekko gecko* Linnaeus, 1758; *Dixonius siamensis* (Boulenger, 1899).

Общая структура сообществ. Подавляющее большинство относится к роду *Hemidactylus*. Во Вьентьяне доля этого рода достигает до 97%, в Пномпене несущественно ниже 95%. Обилие остальных родов в сообществах стабильно низкое. Во Вьентьяне обилие родов (*Dixonius*, *Gehyra*, *Gekko*) не превышает 1%. В Пномпене не отмечен род *Dixonius*, а вклад остальных родов несущественно возрастает: *Gehyra* – 2%, *Gekko* – 2,7%.

Соотношение численности видов рода *Hemidactylus* по городам различно: доминирующую позицию занимает *H. platyurus* – 51% во Вьентьяне, а в Пномпене доля вида возрастает до 71%. *H. frenatus* во Вьентьяне так же, как и *H. platyurus*, составляет практически половину численности сообществ – 47%, тогда как в Пномпене уступает по численности почти в три раза – 27%. *H. garnotii* и *H. bowringii* встречаются единично, их доля не превышает 1%.

Структура сообществ в различных биотопах. Для оценки структуры сообщества в разных городских условиях были выделены и проведены учеты в двух контрастных биотопах: условном центре города (за него принимался район с многоэтажной застройкой, удаленный от края города) и на окраинах (район на окраине с малоэтажной застройкой, граничащий с незастроенными территориями: пустырями с древесной или травянистой растительностью или сельскохозяйственными культурами). Учеты в каждом городе проводились на четырех окраинах, расположенных по сторонам горизонта. Отдельно учитывались гекконы на строениях и стволах деревьев.

При сравнении окраин и центра Вьентьян и Пномпень показали разные результаты. Разнообразие сообществ домовых гекконов в центре и на окраинах во Вьентьяне не дали статистически достоверно различающихся результатов. Несмотря на то, что в центре города не был зарегистрирован *D. siamensis*, вклад его в разнообразие окраинных сообществ невелик (менее 1%) его отсутствие в центре города существенно не изменило индекс разнообразия Шенона – Уивера ($H = 1,12$ – центр, $H = 1,06$ – окраины). В Пномпене эти биотопы существенно отличаются на статистически достоверном уровне ($H = 0,32$ – в центре города и $H = 1,37$ – окраины).

Схожая картина наблюдалась нами ранее (Константинов и Гаврилов, 2012) для нескольких отличающихся по численности населения городов Лаоса и Камбоджи. Вероятно, это связано с относительной однородностью застройки Вьентьяна, так как численность населения в нем составляет около 400 тыс. против 2 млн. в Пномпене, в связи с чем дифференциации в структуре сообщества синантропных гекконов на краевую и центральную зону мы не наблюдаем. Разница в структуре сообществ, учитываемых на деревьях и на зданиях в центре Вьентьяна, не выявлена, а вот на окраинах в связи со слабой освещенностью деревья оказываются менее привлекательны, чем лучше освещенные стены домов ($H = 1,12$ стены, $H = 0,94$ стволы деревьев).

В Пномпене дифференциация сообществ выражена еще ярче. Самые низкие показатели разнообразия отмечены на стенах в центре города ($H = 0,32$), тогда как на стволах деревьев в центре разнообразие увеличивается в 2,5 раза ($H = 0,86$). Большая привлекательность деревьев в центре мегаполиса, вероятно, вызвана двумя причинами. Во-

первых, гекконы предпочитают стенам естественный биотоп – стволы деревьев, на которых данные виды преимущественно обитают в природных условиях. Во-вторых, в центре города стволы деревьев хорошо освещены, что сказывается на наличии пищевой базы (привлекаемые на свет насекомые). Самый высокий показатель разнообразия отмечен на окраине Пномпеня на стенах ($H = 1,37$). Из-за близости незастроенных участков и увеличения доли деревянных построек возрастает разнообразие видов; в частности, по нашим наблюдениям *G. mutilata* предпочитает деревянные строения каменным.

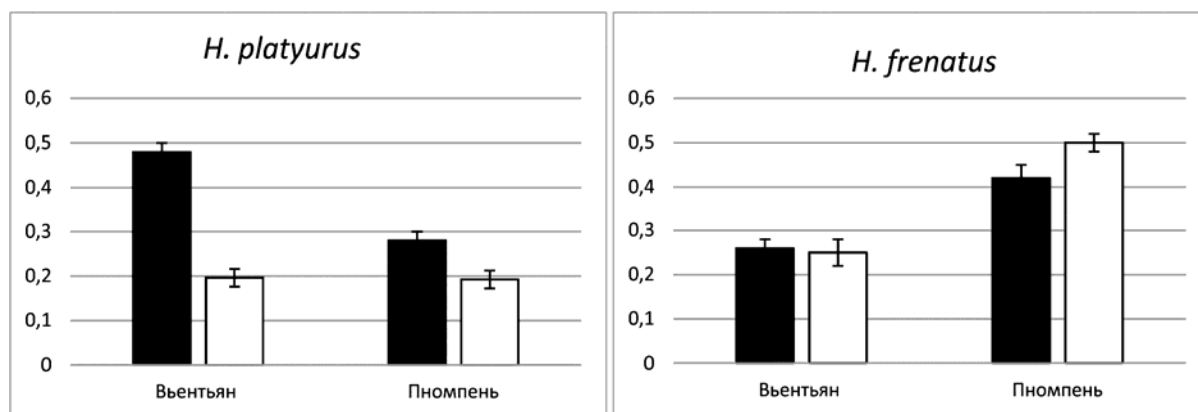


Рис. 1. Сравнение уровня флуктуирующей асимметрии двух доминирующих в сообществах видов домовых гекконов в центре города (темные столбцы) и на окраинах города (светлые столбцы)

Оценка популяционного разнообразия. Структура и функционирование сообщества определяется эффективностью и устойчивостью функций входящих в нее популяций, что, в свою очередь, зависит от их внутреннего разнообразия (Букварева и Алещенко, 2013). Анализ уровня флуктуирующей асимметрии позволяет оценить гомеостаз развития особей из разных участков города, который служит интегральной оценкой условий их обитания.

Ранее нами было отмечено (Константинов и Гаврилов, 2012), что, несмотря на доминирующее положение двух видов (*H. platyurus* и *H. frenatus*) и высокую между ними конкуренцию в сообществе (отрицательная корреляция на высоком уровне достоверности $r = -0,981$), отношение этих видов к присутствию других совместно с ними обитающих видов гекконов различно. *H. platyurus* сохраняет антагонистические отношения с другими видами на столь же высоком уровне отрицательной корреляции $r = -0,812$, тогда как *H. frenatus* в сообществе с другими видами ведет себя диаметрально противоположно. Наблюдается положительная корреляция с другими видами (исключая *H. platyurus*) в сообществе $r = 0,687$.

В этом ключе интересны результаты оценки стабильности развития (Рис. 1). Несмотря на антагонистические отношения, эти два доминирующих вида одинаково реагируют на увеличение их доли в сообществе. В том случае, когда численность вида высока в сообществе, и он занимает выраженное доминирующее положение, например, как *H. platyurus* в центре города Вьентьяна и Пномпеня, а *H. frenatus* – на окраине Пномпеня, стабильность развития особей нарушается, что выражается в увеличении коэффициента флуктуирующей асимметрии. В том случае, когда структура сообщества по видовому составу существенно не меняется, как было показано выше на примере центра и окраин Вьентьяна, у *H. frenatus* как более толерантного к присутствию других видов (кроме *H. platyurus*) разницы в показателях коэффициента флуктуирующей асимметрии не наблюдается.

В целом необходимо отметить, что изменение структуры сообщества в зависимости от типов застройки (центр города и окраина) выявлено только в г. Пномпень. Во Вьентьяне дифференциации на краевую и центральную зону мы не наблюдаем; вероят-

но, это связано с относительной однородностью застройки как следствие низкой численности населения. Деревья как биотоп обитания домашних гекконов в городе, показали различную привлекательность в центре и на окраине городов. В Пномпене разнообразие видов на деревьях в центре города выше, чем на стенах домов; во Вьентьяне в центре города разницы между сообществами на стенах и деревьях не выявлено, тогда как на окраине Вьентьяна численность и разнообразие видов увеличивается на стенах домов. Оценка стабильности развития доминирующих видов показала, что увеличение доли вида в сообществе связано с нарушением стабильности развития особей данного вида.

Список литературы

1. *Благосклонов К.Н.* Авифауна большого города и возможности ее преобразования. В: Экология, география и охрана птиц. Л., 1980. С. 144–155.
2. *Бобров В.В., Семенов Д.В.* Ящерицы Вьетнама. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2008. 226 с.
3. *Букварева Е.Н., Алещенко Г.М.* Принцип оптимального разнообразия биосистем. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2013. 522 с.
4. *Захаров В.М.* Асимметрия животных. М.: Наука, 1987. 216 с.
5. *Клауснитцер Б.* Экология городской фауны. М.: Мир, 1990. 249 с.
6. *Константинов Е.Л., Гаврилов А.Б.* Экологические особенности распределения некоторых видов синантропных гекконов в городах Ю-В Азии (Лаос, Камбоджа) // Вопросы герпетологии: материалы Пятого съезда герпетологического общества им. А.М. Никольского, Минск, 25–28 сентября. Минск: Право и экономика, 2012. С. 113–117.
7. *Manthey U., Grossmann W.* Amphibien & Reptilien Südostasiens. Münster Natur- und Tier-Verl. 1997. 512 p.
8. *McMahan C., Zug G.* Burmese Hemidactylus (Reptilia, Squamata, Gekkonidae): Geographic Variation in the Morphology of Hemidactylus bowringii in Myanmar and Yunnan, China // Proceedings of the California Academy of Sciences, 2007. V. 58(24). P. 485–509.
9. *Ngo T., Ziegler T.* A new species of *Dixonius* from Nui Chua National Park, Ninh Thuan Province, southern Vietnam (Squamata, Gekkonidae) // Zoosyst. Evol, 2009. V. 85(1). P. 117–125.
10. *Zug G., Vidum J., Koo M.* Burmese Hemidactylus (Reptilia, Squamata, Gekkonidae): Taxonomic Notes on Tropical Asia Hemidactylus // Proceedings of the California Academy of Sciences, 2007. V. 58(19). P. 387–405.

**ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ НЕКОТОРЫХ
ПОКРОВНЫХ КОСТЕЙ ЧЕРЕПА ОБЫКНОВЕННОГО УЖА,
NATRIX NATRIX (OPHIDIA, COLUBRIDAE)**

А.В. Шевердюкова

Институт зоологии НАН Украины, Киев, Украина

Hstramontana@gmail.com

**THE PECULIARITIES OF SOME DERMAL BONES
FORMATION IN GRASS SNAKE,
NATRIX NATRIX (OPHIDIA, COLUBRIDAE) OSTEOCRANIUM**

H.V. Sheverdyukova

Institute of Zoology NAS of Ukraine, Kyiv, Ukraine

Данные о развитии черепа в эмбриогенезе змей, как и рептилий в целом – немногочисленны (Parker, 1878; Rice, 1920; Чекановская, 1936; Bäckström, 1931; De Beer, 1937; Franklin, 1945; Pringle, 1954; El-Toubi et al., 1961; Kamal and Hammouda, 1965; Kamal et al., 1970; Bellairs and Kamal, 1981; Haluska and Alberch, 1983; Rieppel and Zaher, 2001; Jackson, 2002; Sheil and Greenbaum, 2005; Buchtova et al., 2007). Формирование черепа змей вызывает особый интерес в связи с чрезмерно развитым его кинетизмом у дефинитивных форм (Dullemejer, 1956; Albright and Nelson, 1959; Gans, 1961; Frazzetta, 1966; Иорданский, 1978; Cundall, 1995).

С целью детализировать описание развития костного черепа одного из представителей сем. Colubridae Oppel, 1811 – *Natrix natrix* Linnaeus, 1758 – мы исследовали эмбрионов последовательных стадий развития.

Эмбриональный материал собран в июне – августе 2010 – 2011 гг. Беременных самок *N. natrix* содержали в террариумах при естественном световом дне и температуре. Отложенные кладки яиц инкубировали в увлажненном вермикулите при температуре +27° – +32°С. После откладки яиц самок выпустили в места отлова. Стадии развития эмбрионов определяли по таблице стадий нормального развития, разработанной для *Thamnophis sirtalis sirtalis* Linnaeus, 1758 (Colubridae) (Zehr, 1962). Промежуточные стадии, на которых эмбрионы продвинулись в развитии по сравнению с предыдущей стадией, но не достигли следующей, обозначены знаком «+».

Всего изучено 23 эмбриона *N. natrix* последовательных стадий развития, на которых происходит формирование костного черепа: 10 эмбрионов исследовали гистологическими методами; из 13 эмбрионов изготовили тотальные препараты. Эмбрионов фиксировали в 4% растворе формальдегида. Серийные гистологические срезы толщиной 5–7 мкм изготавливали по стандартной методике. Срезы окрашивали альциановым синим и гематоксилин-эозином (Ромейс, 1953). При изготовлении тотальных препаратов применяли методику тотальной окраски альциановым синим (8GX) – ализариновым красным С (Simons and Van Horn, 1971; Taylor and Van Dyke, 1985).

Нам удалось выявить ранее не описанные у *N. natrix* и других видов змей особенности формирования некоторых покровных костей черепа. Все из описанных ниже костей – парные.

Межчелюстная кость (Os septomaxillare). У *N. natrix* мы обнаружили две самостоятельные скелетогенные закладки этой кости на 30-й стадии развития. Одна из закладок представляет собой задний отросток будущей кости, вторая – непосредственно ее тело. На 32-й стадии развития эмбриона эти закладки находятся на остеидной стадии морфогенеза, также оставаясь самостоятельными структурами. На 33-й стадии в них различимы отдельные центры минерализации. На 34-й стадии развития две минерализованные закладки межчелюстной кости слиты в единую структуру.

В литературе нет упоминаний о происхождении межчелюстной кости змей и других рептилий из двух очагов, обнаруженных нами у *N. natrix*.

Предлобная кость (*Os prefrontale*). У *N. natrix* нами выявлено 3 очага минерализации закладки предлобной кости. На 31-й стадии развития очаг минерализации виден в вентральной части остеоида предлобной кости. На следующей, 32-й стадии развития, остеид предлобной кости увеличен в вентральном направлении, и в нем виден еще один дополнительный очаг минерализации. На 33-й стадии развития два центра минерализации слиты между собой, в то время как вентральнее виден третий отдельный очаг минерализации, ограничивающий носо-слезный проток вентрально. Он сливается с дорсальным участком закладки кости на 34-й стадии.

Полученные нами данные сходны с данными авторов, исследовавших развитие черепа *Python sebae* (Boughner et al., 2007; Buchtova et al., 2007). Предлобная кость *Python sebae* формируется из трех отдельных очагов, сходных по топографии с выявленными нами у *N. natrix*.

Верхнечелюстная кость (*Os maxillare*). Общепринято мнение, что у змей скуловая и квадратно-скуловая кости в верхнечелюстной дуге полностью утрачены (Romer, 1956; Duellmejer, 1959). По мнению ряда авторов, верхнечелюстная кость появляется в эмбриогенезе змей в виде единой закладки (Franklin, 1945; Bellairs and Kamal, 1981; Jackson, 2002; Boughner et al., 2007). По нашим данным, верхнечелюстная кость у *N. natrix* формируется из трех очагов окостенения. На 30-й стадии развития в закладке этой кости заметны два остеидных участка. На следующей, 31-й стадии развития, они слиты в один, и в этом едином остеоиде заметны два самостоятельных очага минерализации. На стадии развития 31+ вентральнее предлобной кости, впереди от описанных очагов минерализации (уже слитых в один), заметен третий самостоятельный очаг. На 32-й стадии развития все три очага слиты в единую структуру.

Теменная кость (*Os parietale*). Впервые у представителя ряда змей нам удалось обнаружить самостоятельный очаг минерализации дорсального отростка теменной кости, расположенного над слуховой капсулой (34-я стадия развития). На 35-й стадии развития этот очаг минерализации уже слит с очагом собственно тела теменной кости.

Заднеглазничная кость (*Os postorbitale*). У *N. natrix* обнаружено два очага окостенения заднеглазничной кости. На 34-й стадии развития слева видны два остеоида с самостоятельными очагами минерализации; на стадии развития 34+ такая же картина обнаружена справа, в то время как слева очаги минерализации были уже слиты в один. На 35-й стадии развития с обеих сторон очаги минерализации в закладках заднеглазничных костей слиты.

О. Райпел и Х. Захер (Rieppel and Zaher, 2001) наблюдали у *Acrochordus granulatus* также два очага минерализации заднеглазничной кости только с левой стороны: дорсальнее и аборальнее глаза. Авторы считали это доказательством слияния двух самостоятельных костей в филогенезе. Наши данные также свидетельствуют в пользу этого утверждения.

Общепринято мнение, что ряд костей (слезная, надглазничная, заднелобная, скуловая, квадратно-скуловая) в черепе змей полностью редуцированы в ходе эволюции в связи с его специализацией (Romer, 1956; Терентьев, 1961; Основы палеонтологии, 1964). Обнаруженные нами впервые для *N. natrix* множественные центры окостенения закладок верхнечелюстной, предлобной, заднеглазничной костей, и впервые для змей – межчелюстной и теменной – свидетельствуют о сложном происхождении перечисленных костей. Это дает нам основания предполагать, что отдельные центры окостенения являются следами некогда самостоятельных костей (которые сейчас считаются утраченными), существовавших у предковых форм змей. В таком случае в ходе эволюции при формировании гиперкинетического черепа змей уменьшение количества костных элементов в черепе *N. natrix* шло не путем их полной редукции, а путем слияния с соседними элементами.

Список литературы

1. *Иорданский Н. Н.* Кинетизм черепа змей (неспециализированные формы) // Зоол. журн., 1978. Т. 47, вып. 2. С. 240–252.
2. Основы палеонтологии: Справочник для палеонтологов и геологов СССР в 15 т. Т. 12. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. / Под ред. Орлова Ю. А. М.: Наука, 1964. 724 с.
3. *Ромейс Б.* Микроскопическая техника. Москва: Изд-во иностран. лит-ры, 1953. 720 с.
4. *Терентьев П. В.* Герпетология. Учение о земноводных и пресмыкающихся. М.: Высшая школа, 1961. 336 с.
5. *Чекановская О. В.* Развитие черепа ужа (*Tropidonotus natrix*) // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1936. Т. 15, вып. 3. С. 3–33.
6. *Albright R. G., Nelson E. M.* Cranial kinetics of the generalized colubrid snake *Elaphe obsoleta quadrivittata* // J. Morph., 1959. V. 105, № 2. P. 193–225.
7. *Bäckström K.* Rekonstruktionsbilder zur Ontogenie des Koopfskelettes von *Tropidonotus natrix* / Acta Zool., (Stock.), 1931. V.12. P. 83–144.
8. *de Beer G. R.* The development of the Vertebrate Skull. Oxford: The Clarendon Press, 1937. 550p.
9. *Bellairs A. d'A., Kamal A. M.* The chondrocranium and the development of the skull in recent reptiles / London: Academic Press, 1981. In Biology of the Reptilia / Eds. C. Gans, T. S. Parsons; V. 11, Morphology F). P. 1–263
10. *Buchtova M. Boughner J. C., Fu K., Diewert V., Richman J. M.* Embryonic development of *Python sebae* – II: Craniofacial microscopic anatomy, cell proliferation and apoptosis // Zoology, 2007. V. 110. P. 212–230.
11. *Cundall D.* Feeding behavior in *Cylindrophis* and its bearing on the evolution of alethinophidian snakes // J. Zool. London, 1995. V. 237. P. 353–376.
12. *Dullemejer P.* The functional morphology of the head of the common viper, *Vipera berus* (L.) // Archives Neerlandaises de zool., 1956. V. 11. P. 388–495.
13. *El-Toubi M. R., Kamal A. M.* The development of the skull of *Ptyodactylus hasselquistii* III. The osteocranium of a late embryo // J. of Morphol., 1961. V. 108, № 2. P.193–201.
14. *Franklin M. A.* The embryonic appearance of centres of ossification in the bones of snakes // Copeia, 1945. № 2. P. 68–73.
15. *Frazzetta, T. H.* Studies on the morphology and function of the skull in the Boidae (Serpentes). Part 2. Morphology and function of the jaw apparatus in *Python sebae* and *Python molurus* // J. Morphol., 1966. V.118. P. 217–296.
16. *Gans C.* The feeding mechanism of snakes and its possible evolution // Amer. Zool., 1961. V. 1, № 2. P. 217 – 227.
17. *Haluska F., Alberch P.* The cranial development of *Elaphe obsoleta* (Ophidia, Colubridae) // J. Morphol., 1983. V. 178. P. 37–55.
18. *Jackson K.* Post-ovipositional development of the monocled cobra, *Naja kaouthia* (Serpentes: Elapidae) // Zoology, 2002. V.105. P.203–214.
19. *Kamal A. M., Hammouda H. G., Mokhtar F. M.* The development of the osteocranium of the Egyptian Cobra I. The embryonic osteocranium // Acta Zoologica, 1970. V. 51. P.1–17.
20. *Kamal A. M., Hammouda H. G.* The development of the skull of *Psammophis sibilans* III. The osteocranium of a late embryo // J. Morphol., 1965. V. 116. P. 296–310.
21. *Parker W. K.* On the structure and development of the skull in the common snake (*Tropidonotus natrix*) // Phil. Trans. Royal Soc. London, 1878. V.169. P. 385–417.
22. *Pringle J. A.* The cranial development of certain South African snakes and the relationship of these groups // Proc. Zool. Soc. London, 1954. V. 123. P.813 – 865.

23. Rice E. L. The development of the skull in the skink, *Eumeces quinquelineatus* L. // J. Morph., 1920. V. 34, № 1. P. 119–216.
24. Rieppel O., Zaher H. The development of the skull in *Acrochordus granulates* (Schneider) (Reptilia: Serpentes), with special consideration of the oticooccipital complex // J. Morphol., 2001. V. 249. P. 252–266.
25. Romer A. S. Osteology of the Reptiles. Chicago Illinois: The university of Chicago press, 1956. 772 p.
26. Sheil C. A., Greenbaum E. Reconsideration of the skeletal development of *Chelydra serpentina* (Reptilia: Testudinata: Chelydridae): evidence for intraspecific variation // J. Zool. Lond., 2005. V. 265, № 3. P. 235–267.
27. Simons E. V., Van Horn J. R. A new procedure for whole-mount alcian blue staining of the cartilaginous skeleton of chicken embryos, adapted to the clearing
28. procedure in potassium hydroxide // Acta Morphol. Neerl.-Scand., 1971. V. 8. P. 281–292.
29. Taylor W. R., Van Dyke G. C. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study // Cybium, 1985. V. 9, № 2. P. 107–119.
30. Zehr D. R. Stages in the normal development of the common garter snake *Thamnophis sirtalis sirtalis* // Copeia, 1962. V. 2. P. 322–329.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	
<i>Н.Б. Ананьева, И.В. Доронин, Е.В. Сыромятникова</i>	5
Статьи по материалам лекционных докладов	8
Эволюционная история черепах (обзор современных исследований)	
<i>И.Г. Данилов</i>	8
Современные хромосомные и молекулярные исследования евразийского вида <i>Zootoca vivipara</i> (Lichtenstein, 1823) (Lacertidae): результаты и перспективы	
<i>Л.А. Куприянова</i>	25
Сложности и возможные ошибки при полевых исследованиях по термобиологии рептилий	
<i>В.А. Черлин</i>	32
Статьи по материалам секционных докладов	40
Первый опыт содержания нильского крокодила (<i>Crocodylus niloticus</i> Laurenti, 1768) в зоопарке Удмуртии	
<i>Е.А. Ардашева</i>	40
Межпопуляционная изменчивость по размерам тела и эритроцитов у озерной лягушки, <i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771) в Армении	
<i>М.В. Арзуманян, А.И. Варданян, И.Э. Степанян, М.С. Аракелян</i>	44
Нейроморфологическая пластичность клеточных субпопуляций VI слоя среднего мозга серой жабы (<i>Bufo Bufo</i>) в условиях антропогенных биотопов Красноярского края	
<i>Л.Н. Афанаскина</i>	48
Оценка оплодотворяющей способности сперматозоидов у озерной лягушки, <i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771) в условиях антропогенно-измененных ландшафтов	
<i>Е.А. Байтимилова</i>	52
Амфибии бобровых прудов	
<i>И.В. Башинский</i>	57
Межвидовые и внутривидовые интерсексуальные взаимоотношения у скальных ящериц рода <i>Darevskia</i>	
<i>Э.А. Галоян</i>	61
Методические аспекты взятия крови у рептилий	
<i>Р.Я. Гильмутдинов, А.А. Никитина</i>	67
О распространении ящериц (Sauria) в Центральном Черноземье	
<i>А. Г. Гончаров</i>	72
Эколого-морфологическая характеристика гадюки Никольского (<i>Vipera berus nikolskii</i> Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986) на юге ареала (Волгоградская область)	
<i>Д.А. Гордеев</i>	77
Анализ распространения скальных ящериц комплекса <i>Darevskia (caucasica)</i> (опыт применения программы Maxent)	
<i>И.В. Доронин</i>	81
Молекулярно-генетическая и морфологическая характеристика озёрных лягушек (<i>Pelophylax ridibundus</i>) из Пензенской области	
<i>М.М. Закс, Н.В. Быстракова, О.А. Ермаков, С.В. Тумов</i>	86
Репродуктивные показатели сибирского углозуба, <i>Salamandrella keyserlingii</i> Dybowsky, 1870 (Amphibia, Hynobiidae) на урбанизированной территории	
<i>Д.В. Змеева</i>	90
О новых находках тритона Карелина (<i>Triturus karelinii</i> Strauch, 1870) на Кавказе	
<i>А.А. Кидов, К.А. Матушкина</i>	94

К распространению эскулапова полоза (<i>Zamenis longissimus</i> (Laurenti, 1768)) на северо-западной периферии ареала на Кавказе А.А. Кидов, А.Л. Тимошина, К.А. Матушкина, К.А. Африн, С.А. Блинова, А.А. Бакшеева, Е.Г. Коверина	96
К изучению репродуктивных характеристик чесночницы обыкновенной, <i>Pelobates fuscus</i> (Laurenti, 1768) в Калужской области В.А. Корзиков	98
Распространение зеленых лягушек (<i>Pelophylax esculentus</i> complex) на территории Беларуси Е.А. Куликова, Е.А. Аксенова, Е.В. Корзун, М.Н. Колосков	101
Опыт разведения гигантского бразильского ужа, <i>Hydrodynastes gigas</i> (Duméril, Vibron et Duméril, 1854) в условиях Екатеринбургского зоопарка Ю.Г. Кутья	105
Биотопическая приуроченность и численность пресмыкающихся национального природного парка «Подольские Толтры» А.О. Меликсетян	108
Таксономия и биогеография ящериц Аравии Д.А. Мельников, Е.Н. Мельникова, Р.А. Назаров	111
Адаптивные возможности озёрной лягушки, <i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771), интродуцированных в верхнее–Тагильское водохранилище Среднего Урала В.А. Мищенко	115
Перспективы использования экскрементного анализа как альтернативного щадящего метода исследований трофологии ящериц на примере круглоголовок (<i>Phrynoscephalus</i> , Agamidae) Л.А. Неймарк	118
Внутрипопуляционная изменчивость у малоазиатской лягушки (<i>Rana macropsnemis</i>) в Армении Г.Н. Никогосян, И.Э. Степанян, М.С. Аракелян	121
Кепродуктивной биологии обыкновенной медянки (<i>Cronella austriaca</i>) А.А. Поклонцева	125
Охрана амфибий и рептилий в Восточной Сибири В.А. Преловский	129
Биотопическое распределение двух видов ящериц рода <i>Takydromus</i> в окрестностях г. Арсеньев Е.Ю. Семенищева, И.В. Маслова	134
К экологии <i>Rana dalmatina</i> (Anura, Ranidae) на территории Прикарпатья (Украина) Н.А. Смирнов	137
Новые данные по остеологии гадюковых змей (Viperidae Laurenti, 1768) П.Б. Снетков	141
Репродуктивные особенности вида-вселенца – <i>Pelophylax ridibundus</i> в условиях южной тайги А.Г. Трофимов	144
Некоторые морфологические особенности восточной степной гадюки (<i>Pelias renardi</i>) из окрестностей музея-заповедника «Дивногорье» Е.Н. Фролова, А.С. Климов	150
Ландшафтно-территориальное распределение ящериц Юго-Восточных Кызылкумов М.А. Чирикова, Ю.А. Зима	153
Распределение синантропных гекконов в городской среде крупных городов на территории Лаоса и Камбоджи А.С. Чулисов, Е.Л. Константинов	159
Особенности формирования некоторых покровных костей черепа обыкновенного ужа, <i>Natrix natrix</i> (Ophidia, Colubridae) А.В. Шевердюкова	163

Научное издание

**Современная герпетология: проблемы и пути их решения.
Статьи по материалам докладов Первой международной молодежной
конференции герпетологов России и сопредельных стран**

Редакторы: Т.А. Асанович, И.В. Доронина, Е.В. Сыромятниковой

Компьютерная верстка Е.Н. Паздниковой

Подписано в печать 13.11.13. Формат 60×84 1/16. Бумага офсетная.
Печать цифровая. Гарнитура «Times New Roman». Печ. л. 10,75.
Тираж 150 экз. Заказ 124.

Зоологический институт РАН,
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1

Отпечатано в типографии Издательства СПбГЭТУ «ЛЭТИ»
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 5